

N° D'ORDRE :

29

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean GUIBÉ

ASSISTANT A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE CAEN

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE D'UNE ESPÈCE : *Apterina pedestris* MEIGEN (*Diptère*).

2^e THÈSE. — ÉTUDE DE LA FAUNE ENTOMOLOGIQUE CAVERNICOLE : RÉSULTATS PALÉOGÉOGRAPHIQUES.

Soutenues le 1939 devant la Commission d'examen

Président	MM. MERCIER.
Examineurs.	{ DANGEARD.
	{ AUDIGÉ.

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1939



Digitized by the Internet Archive
in 2026



N° D'ORDRE :

29

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean GUIBÉ

ASSISTANT A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE CAEN

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE D'UNE ESPÈCE : *Apterina pedestris* MEIGEN (*Diptère*).

2^e THÈSE. — ÉTUDE DE LA FAUNE ENTOMOLOGIQUE CAVERNICOLE : RÉSULTATS PALÉOGÉOGRAPHIQUES.

Soutenues le

1939 devant la Commission d'examen

Président	MM. MERCIER.
Examineurs.	{ DANGEARD.
	{ AUDIGÉ.

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1939

FACULTÉ DES SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

MM.

<i>Doyen</i>	BLANC, Professeur Physique et Minéralogie.
<i>Doyen honoraire</i>	BIGOT, Professeur honoraire à la Faculté des Sciences de Caen.
<i>Professeur honoraire</i>	MAURAIN, Doyen de la Faculté des Sciences de Paris.
<i>Professeurs</i>	{ ZORETTI Mécanique.
	{ MERCIER Zoologie. Physiol. animale.
	{ CHAUVENET Chimie.
	{ JANET Calcul différentiel et intégral.
	{ DANGEARD Géologie et Paléontologie.
	{ MOREAU Botanique.
<i>Maîtres de conférences</i>	{ AUDIGÉ Zoologie.
	{ BOUYGUES Botanique.
<i>Secrétaire</i>	{ LE ROUX Physique.
	{ DEMASSIEUX (M ^{me}) Chimie.



CONTRIBUTION A L'ÉTUDE D'UNE ESPÈCE :

APTERINA PEDESTRIS MEIGEN (DIPTÈRE)

« L'espèce est une réalité qu'il
« faut démontrer par ses caractères
« permanents ».

PANDELLÉ. Etudes sur les Mus-
cides de France. *Revue entomolo-
gique*. Caen, 1894, t. XIII, 11^e par-
tie, p. 1.

INTRODUCTION

Au cours de recherches sur la composition de la faune entomologique de la région normande, j'ai capturé pendant le mois de janvier 1936, lors d'une inondation de l'Orne, un certain nombre d'exemplaires d'un Diptère assez rare : *Apterina pedestris* Meigen. Cette espèce, comme son nom l'indique, est caractérisée par la réduction de ses ailes.

Mon Maître, M. le Professeur L. MERCIER, qui avait eu déjà l'occasion de faire quelques recherches sur *A. pedestris*, attira mon attention sur l'intérêt que pourrait présenter une étude approfondie de la morphologie, du comportement et tout particulièrement du complexe ailes-muscles du vol chez cette espèce. Ayant orienté mes recherches selon ces directives, j'ai été conduit, en outre, à l'étude de faits intéressant certains points de la génétique d'*A. pedestris*.

Dans la première partie de ce travail, après un bref historique qui m'a permis de fixer l'aire de distribution géographique de l'espèce, j'ai effectué l'étude morphologique détaillée d'*A. pedestris*. En confrontant les documents réunis par mes devanciers avec mes observations personnelles, j'ai pu préciser ses conditions d'habitat et son mode de vie dans la nature. Afin de me procurer un matériel abondant, j'ai mis au point une technique d'élevage, grâce

à laquelle il m'a été possible d'obtenir rapidement un grand nombre d'individus. L'observation journalière des Aptérines en élevage m'a mis à même de rassembler de très nombreux faits relatifs à leur reproduction et à leur développement. J'ai pu ainsi décrire le cycle vital complet de l'espèce, depuis l'œuf jusqu'à l'imago.

Parmi les nombreux exemplaires d'*A. pedestris* éclos dans mes élevages, j'ai eu la chance d'en observer quelques-uns, dont la longueur et la forme des ailes présentaient de la variation. L'étude des variations alaires fait l'objet d'une seconde partie, qui comporte tout d'abord l'exposé des résultats fournis par des croisements réalisés en vue d'établir le déterminisme de ces différences morphologiques. Celles-ci se sont révélées comme caractérisant des types génétiques distincts, dont j'ai fait ensuite une étude comparée. J'ai pu ainsi me faire une idée de la réalité spécifique d'*A. pedestris* et rechercher si les variants alaires existent dans la nature.

Enfin la troisième partie de ce mémoire est relative à l'étude du complexe ailes-muscles du vol chez les différents types génétiques. Ceux-ci constituent un matériel particulièrement favorable grâce auquel j'ai pu faire de nombreuses observations. Leur confrontation avec les résultats des recherches effectuées auparavant chez d'autres Insectes apporte une contribution nouvelle à cette question.

Je dois une profonde reconnaissance à mon Maître, M. le Professeur L. MERCIER; celui-ci, non content de m'avoir indiqué ce sujet de travail, n'a cessé de me prodiguer ses conseils autorisés et ses encouragements bienveillants. Il m'a toujours accordé dans son laboratoire des facilités qui m'ont permis de mener à bien mes recherches. Enfin il a bien voulu accepter de juger ma thèse.

Je prie également mes Maîtres de la Faculté des Sciences de Caen, MM. les Professeurs : AUDIGÉ, BIGOT, BOUYGUES, CHOUX et DANGEARD, de bien vouloir trouver ici l'expression de ma profonde gratitude.

Je remercie aussi très vivement Mme LE ROUX, Chef de Travaux de Zoologie, M. J. MERCIER, Assistant au Laboratoire de Géologie, et tous ceux qui ont contribué à me faciliter la mise au point de ce travail.

Enfin j'adresse mes respectueux remerciements à MM. les Professeurs CAULLERY et RABAUD, qui ont bien voulu réserver à mon mémoire une place dans le *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*.

PREMIÈRE PARTIE

CARACTÉRISTIQUES ET BIOLOGIE

D'APTERINA PEDESTRIS MEIGEN

CHAPITRE PREMIER

CARACTÉRISTIQUES

1. — Historique et répartition géographique.

Apterina pedestris Meigen est un Diptère de petite taille caractérisé par son aptérisme (fig. 1) et appartenant à la famille des *Sphæroceridæ* (*Cypselidæ*, *Borboridæ*). L'espèce a été définie pour la première fois en 1830 par MEIGEN sous le nom de *Borborus pedestris*. MACQUART (1835), en raison de la réduction des ailes présentées par l'espèce, créa pour elle le genre *Apterina*. Ce dernier auteur fait remarquer ceci : « dans les Aptérines, les ailes « disparaissent, ou il n'en reste que des rudimens peu distincts. « L'on pourrait soupçonner que ces Muscides ne sont que des « Limosines dont les ailes sont avortées accidentellement ; mais « les balanciers même ne sont pas distincts et l'espèce de tén- « dance que montrent progressivement les ailes à s'oblitérer dans « cette tribu nous porte à croire qu'elles se réduisent réellement « à de faibles moignons dans ce genre... ».

J. W. ZETTERSTEDT (1847) démembra le genre *Borborus* et en répartit les diverses espèces dans les deux genres *Copromyza* et *Limosina*. *Borborus pedestris* devient ainsi *Limosina pedestris*. L'explication de l'attribution de cette espèce au genre *Limosina* est la suivante : « *Cum diversa nervorum in alis directio genera « Copromyzam et Limosinam præcipue denotat, difficile est dictu*

« an huic illi generi inserenda sit nostra species; alis destituta
« *Limosinæ* de cetero magis propinqua videtur ».

F. WALKER, dans son travail de 1853, reprend la dénomination de MEIGEN : *Borborus pedestris*, et il caractérise l'espèce de la façon suivante : « wings shorter than the thorax... ». C'est également sous cette même appellation que nous retrouvons l'espèce dans le travail de SCHINER (1864) et dans le catalogue de BECKER (1900).



Fig. 1. — *Apterina pedestris* ♀. Aspect général.
a., moignon alaire. $\times 22$; réduction 1/4.

Dans son important travail de 1923, O. DUDA fait du genre *Apterina* un sous-genre de *Borborus* (*Cypsela*); plus récemment, O. W. RICHARDS (1930) considère *Apterina* comme un sous-genre de *Copromyza* Fal.. SÉGUY (1934) range *A. pedestris* dans le genre *Cypsela*. Pour lui cette espèce se distingue des autres par des « ailes plus courtes que l'abdomen, parfois réduites à des moignons ».

On constate donc que les différents auteurs ne sont pas d'accord sur le nom générique qu'il convient d'attribuer à l'espèce. Sans vouloir entrer dans des discussions de synonymie, que l'on trouvera par ailleurs exposées dans le travail de RICHARDS, je me borne à indiquer que je conserve le nom d'*Apterina pedestris* Meig.

La taille relativement réduite d'*A. pedestris* et son inaptitude à voler sont vraisemblablement les raisons pour lesquelles cette espèce passe le plus souvent inaperçue ; ainsi s'explique la rareté de sa capture. Cependant le relevé des diverses régions où a été signalé *A. pedestris* nous montre qu'il présente une aire de distribution géographique très étendue.

A. pedestris a été recueilli en Sibérie, où BECKER (1900) le signale des environs de Tolstoy-Nos, ville située à l'embouchure de l'Iénisséi, ainsi que sur les bords du fleuve Ob (SAHLBERG). MAZARAKIJ (1906) ⁽¹⁾ l'indique aussi de Russie. On connaît également cette espèce en Norvège, où elle a été trouvée par ZETTERSTEDT, qui donne à ce sujet l'indication suivante : « *Hab. in Norvegia, valde « rara ; ad diversiorum Thynæs prope litus maris, 1-6 Jul. 1840, « parcissime inveni* ».

En Europe centrale, MEIGEN (1830) signale *A. pedestris* de Hambourg (VON WINTHEM) ; ZETTERSTEDT (1844) de Lübeck (JAC. BEHRENS et MILDE) et de Glogau (ZELLER), ville de Silésie, située sur l'Oder. Dans son travail de 1923, O. DUDA mentionne de nombreux points de capture de l'espèce. Elle a été trouvée à Dantzig (LOW) ; puis aux environs de Berlin à Tegel (LICHTWARD) et à Eberswalde (SCHERFLING). Le Muséum National de Budapest en possède plusieurs exemplaires provenant de Berlin ; au Muséum de Munich il en existe un échantillon capturé à Alt-Mahlich.

Dans son catalogue des Pays-Bas, DE MEIJERE (1919) cite *A. pedestris*, sans donner d'indications de localité.

En Angleterre, l'espèce est surtout connue dans les comtés du Sud-Est, du Surrey (HALIDAY, 1833 in RICHARDS, 1930), du Norfolk, du Suffolk, etc..., où RICHARDS (1930) en a capturé de nombreux exemplaires durant les mois froids de l'année (janv., fév., avr., oct., nov., déc.).

En France, *A. pedestris* a été signalé dès 1835 par MACQUART aux environs de Lille ; BOULY DE LESDAIN (1910) l'a trouvé sur les rives du canal des fortifications de Dunkerque « sous une pierre « où il se trouvait en compagnie de nombreux *Talitrus saltator* ». VAN OYE (in BOULY DE LESDAIN) en a capturé deux exemplaires dans les fortifications de Lille. L'espèce a encore été récoltée à Meudon

(1) MAZARAKIJ. 1906, sans titre. *Hor. Soc. Ent. Ros.*, 37, p. 97-99 (en russe).

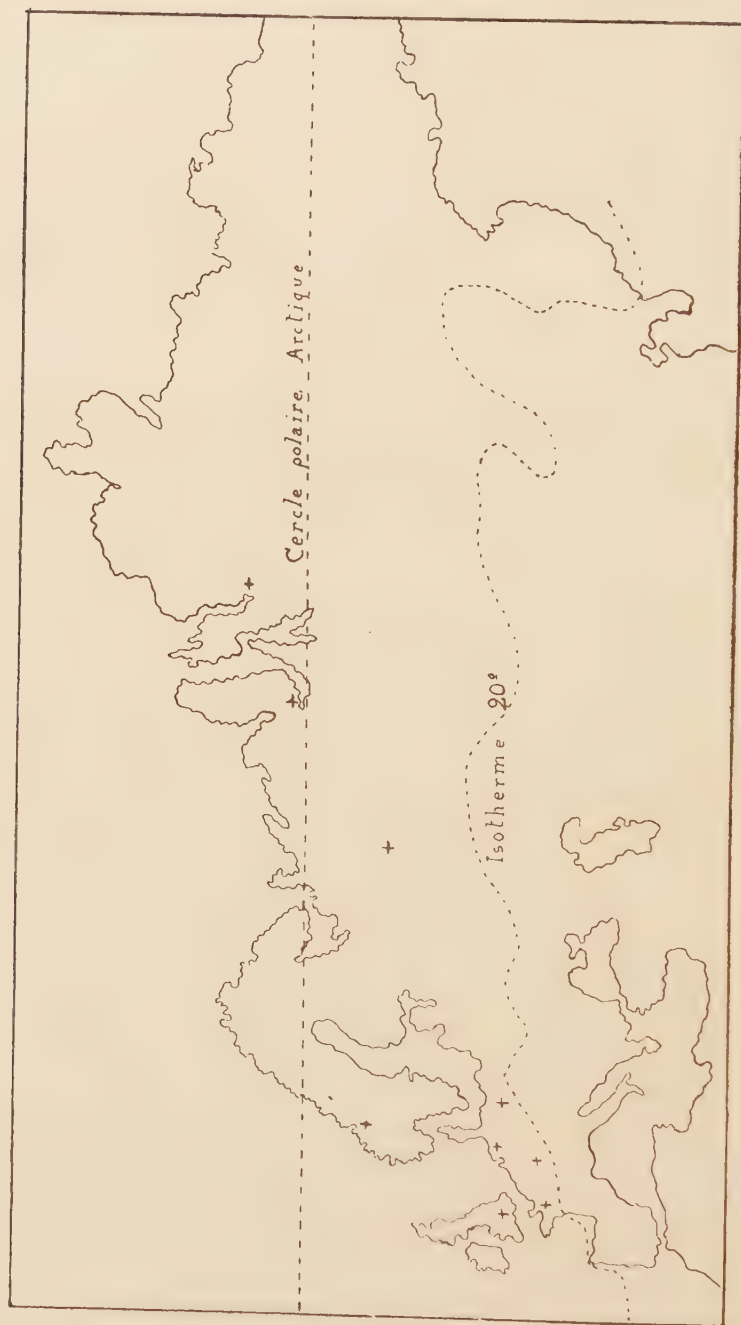


Fig. 2. — Répartition géographique d'*A. pedestris*.

en août et à Moret-sur-Loing (Seine-et-Marne) en avril parmi des détritits d'inondation (cf. SÉGUY, 1934).

En Normandie, *A. pedestris* a été signalé pour la première fois par L. MERCIER en 1921 (*a* et *b*). Cet auteur en a capturé de nombreux exemplaires, durant le mois de janvier 1921, sous des paquets d'Algues, au pied des falaises de Luc-sur-Mer (Calvados). J'ai recueilli moi-même trois individus, au cours du mois de décembre 1935, dans des coquilles de Mollusques (*H. pisana* et *variabilis*) provenant de cette même localité. Enfin, durant le mois de janvier 1936, à la suite de l'inondation de la prairie de Caen, j'ai pu capturer de nombreux individus qui s'étaient réfugiés sous l'écorce des Platanes situés en bordure de cette prairie.

Il est curieux de constater que les captures de *A. pedestris* ne soient pas plus fréquentes; l'espèce paraît être en effet assez sédentaire. Elle a été trouvée à Lille en 1835 (MACQUART), puis à nouveau en 1910 (VAN OYE); de même, à Luc-sur-Mer, MERCIER l'a récoltée en 1921 et moi-même en 1935; dans la prairie de Caen je l'ai capturée à deux reprises en 1936 et 1939.

Je n'ai jusqu'ici trouvé aucune indication concernant la présence d'*A. pedestris* dans les régions Sud de l'Ancien Continent, ainsi qu'en Amérique du Nord. L'examen de la carte ci-jointe (fig. 2) permet de se faire une idée d'ensemble de la répartition géographique de l'espèce. On voit que toutes les stations où *A. pedestris* a été signalé sont situées dans la région septentrionale de l'hémisphère Nord, au delà de l'isotherme de $+ 20^{\circ}$ (juillet), qui indique la température moyenne de l'été. *A. pedestris* apparaît donc comme une espèce localisée dans la région septentrionale de l'Eurasie holarctique; ce fait nous aidera à préciser son habitat et son mode de vie.

2. — Monographie.

Bien que l'espèce ait été définie dès 1830 par MEIGEN, il faut attendre jusqu'en 1923 pour en trouver une bonne description dans le mémoire de O. DUDA. Je ferai, dans les lignes qui vont suivre, un large usage de la documentation apportée par cet auteur et j'y ajouterai les précisions fournies par l'examen d'un grand nombre d'individus.

Apterina pedestris Meigen mesure de 3 mm. 5 à 4 millimètres de longueur; sa coloration générale est noire. Les caractéristiques des diverses régions du corps sont les suivantes :

I. *Tête* (fig. 3). — La tête est plus large que haute. La face, de coloration noire, est saupoudrée d'une pilosité brune; elle est parcourue longitudinalement par la carène faciale (*carina*), qui présente

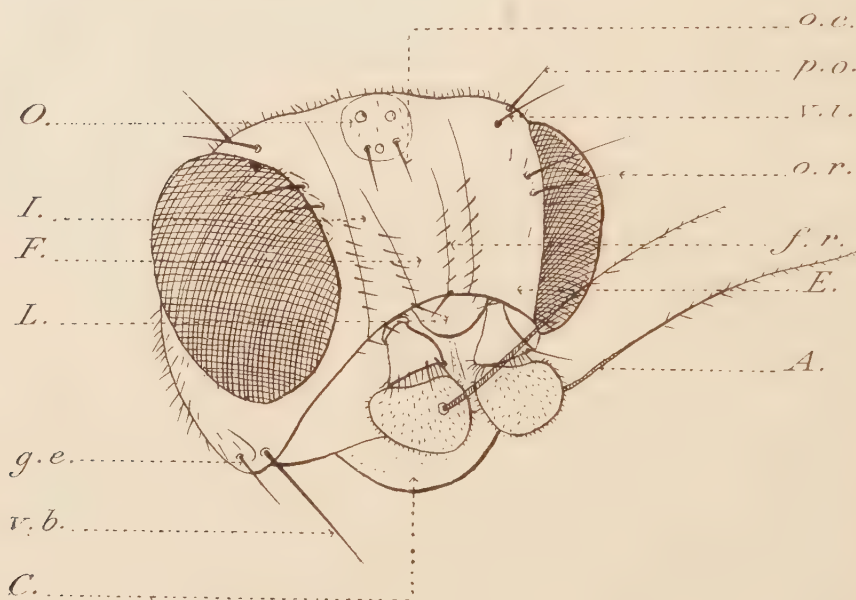


Fig. 3. — *A. pedestris*. Tête. *C.*, clypeus; *F.*, frontalia; *L.*, lunule; *O.*, ocellarium; *oc.*, soie ocellaire; *I.*, zone interne; *E.*, zone externe; *fr.*, soies fronto-centrales; *or.*, soies orbitales; *ge.*, soie génale; *vb.*, vibrisse; *vi.*, soie verticale interne; *po.*, soie post-oculaire; *A.*, arista. $\times 57$.

parfois une teinte brune plus ou moins claire. A la partie inférieure de la face, on observe un *clypeus* (*C*) bien développé. Le front est sensiblement aussi large que haut; sa coloration noire fait place parfois à une teinte brune dans sa région antérieure. Le triangle frontal (*frontalia*) (*F*) est tronqué en avant au niveau de la lunule (*L*); sa teinte noire est masquée, en partie, par une pruinosité brune ou grisâtre. L'*ocellarium* (*O*) est situé à la base du triangle frontal; il se présente sous l'aspect d'une protubérance arrondie qui porte trois ocelles disposés en triangle; de part et

d'autre de l'ocelle antérieur se trouve une forte soie ocellaire (*oc*) dirigée en avant.

La région orbitale est divisée en deux zones : l'une interne (*I*), l'autre externe (*E*). La zone interne (Innenstrieme de DUDA) est de même teinte que le triangle frontal. Elle porte de nombreux microchètes; parmi ceux-ci certains sont plus forts et sont disposés suivant une rangée comprenant 5 ou 6 soies qui correspondent aux frontocentrales (*fr*). La zone externe (Aussenstrieme de DUDA) est brillante; elle donne insertion, le long du bord oculaire, à deux fortes soies courbées en dehors : les soies orbitales (*or*).

Les yeux sont gros, subquadrangulaires, inclinés vers le bas et en avant.

Les gènes et les joues sont d'un noir brillant saupoudrées de gris; les premières sont étroites et portent, en plus de quelques microchètes, une forte soie génale (*ge*). Les joues sont recouvertes d'une fine pilosité. Le *vibrissaria* est en forme de callus fortement accusé; il porte une vibrisse (*vb*) longue et forte, inclinée en bas et en avant.

Le vertex et l'occiput sont d'un noir brillant et couverts d'une pilosité fine et abondante. Sur le vertex et de chaque côté de l'*ocellarium* se trouve une forte soie verticale interne (*vi*); en arrière et en dehors de cette dernière on observe une soie post-oculaire (*po*) inclinée en arrière et en dehors.

Les antennes sont brunes. Le premier article, peu distinct, est petit. Le second, de forme conique, porte sur son bord antérieur des soies de petite taille; deux d'entre elles, occupant une position supérieure et supéro-interne, sont plus longues. Le troisième article est subsphérique; sa région dorsale sert à l'insertion de l'*arista* (*A*). Celle-ci mesure environ quatre fois la longueur des trois articles précédents; elle présente dans sa moitié distale une pilosité caractéristique.

II. *Thorax* (fig. 4). — Le thorax est plus étroit que la tête; il se rétrécit en arrière en se prolongeant par un *scutellum* (*S*) court et semi-circulaire. Il mesure environ 1 millimètre de longueur du bord antérieur à la pointe du *scutellum*, et sa largeur, prise au niveau des soies notopleurales antérieures (*na*), est de 0 mm. 7 environ. La suture (*T*) entre le *prescutum* et le *scutum* n'est distincte que sur les bords du thorax. Le disque ou surface dorsale du thorax, d'un noir brillant, est recouvert d'une pilosité brune microscopique.

Le callus huméral (*C*) est très prononcé; il porte en plus de quelques microchètes une forte soie humérale (*h*) dirigée en arrière et en dehors. De part et d'autre de la ligne médiane du thorax se trouve une rangée de 9 à 10 soies courtes et fines qui correspondent aux acrosticales (*a*). Parallèlement à celles-ci et du côté externe on

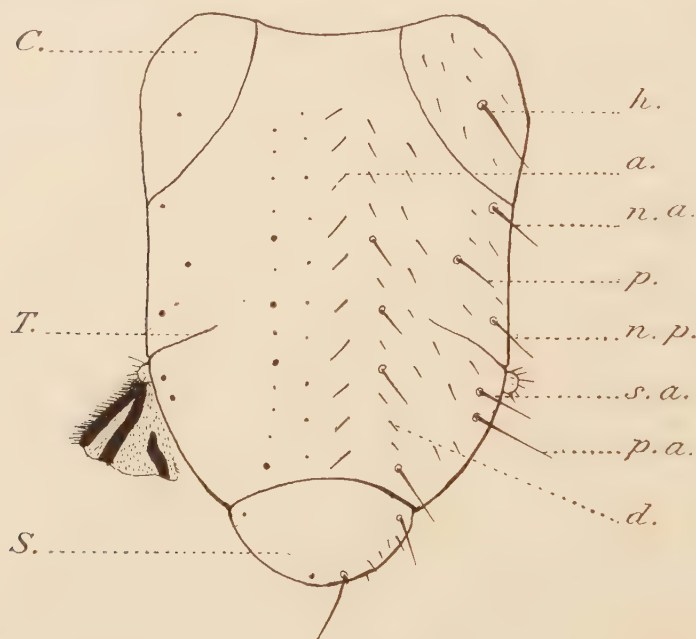


Fig. 4. — *A. pedestris*. Face dorsale du thorax. L'emplacement des soies et la base de l'aile sont seulement indiqués sur la moitié gauche de la figure. *S.*, scutellum; *na.*, soie notopleurale antérieure; *T.*, suture entre le prescutum et le scutum; *C.*, callus huméral; *h.*, soie humérale; *a.*, soies acrosticales; *d.*, soies dorso-centrales; *np.*, soie notopleurale postérieure; *p.*, soie présuturale; *sa.*, soie supra-alalaire; *pa.*, soie post-alalaire. $\times 72$.

observe une autre rangée de soies : ce sont les dorso-centrales (*d*) (innere Seitenborste de DUDA); elles sont de petite taille; cependant quatre d'entre elles sont plus développées; la dernière ou prescutellaire est la plus longue des quatre. Une rangée de petites soies irrégulièrement disposées (äussere Seitenborste de DUDA) borde les dorso-centrales du côté externe.

Sur les bords latéraux du thorax, en arrière du callus huméral, se trouvent deux macrochètes : les soies notopleurales antérieure

(*na*) et postérieure (*np*). En dedans et un peu en avant de cette dernière on observe une forte soie présuturale (*p*). Nous aurons l'occasion de constater que la disposition de certaines de ces soies présente de la variation. Au-dessus de l'insertion de l'aile se trouvent deux soies disposées l'une derrière l'autre : la supra-alare (*sa*) et la post-alare (*pa*).

Le *scutellum* porte normalement quatre macrochètes : deux latérales et deux apicaux. Les deux soies latérales sont disposées, l'une à droite, l'autre à gauche, à la base du *scutellum*. Nous verrons par



Fig. 5. — *A. pedesiris*. Face latérale du thorax. *a.*, aile; *b.*, balancier; *I*, *II*, *III*, hanches; *l.*, limite séparant le mésopleure et le sternopleure en deux régions; *Me.*, mésopleure; *St.*, sternopleure; *s.*, sillons. $\times 72$; réduction 1/3.

la suite chez certains individus un dédoublement de ces soies latérales (voir p. 60). Les deux soies apicales sont insérées à la pointe du *scutellum* ; elles sont longues, dirigées en haut et en dedans de telle sorte qu'elles se croisent sur la ligne médiane.

Sur les parties latérales du thorax (fig. 5) une ligne courbe (*l*), à concavité tournée vers le bas, divise le mésopleure (*Me*) et le sternopleure (*St*) en deux régions. La région inférieure est brillante ; au voisinage de la hanche I elle présente des sillons (*s*) très nets. La région supérieure, ainsi que le reste du thorax, est couverte de petits poils gris microscopiques.

III. *Abdomen* (fig. 6 et 7). — L'abdomen d'*A. pedestris*, en forme d'ovale allongé, porte une abondante pilosité; les tergites

sont plus fortement chitinisés que les sternites. Dans les deux sexes les divers segments sont reconnaissables grâce à leurs stigmates (*st*, fig. 7). Le premier segment est petit. Chez le mâle, le second (II, fig. 7), bien développé, est égal en longueur aux deux suivants réunis; chez la femelle, il est un peu plus court. Le tergite du deuxième segment porte une petite carène médiane. Les troisième,

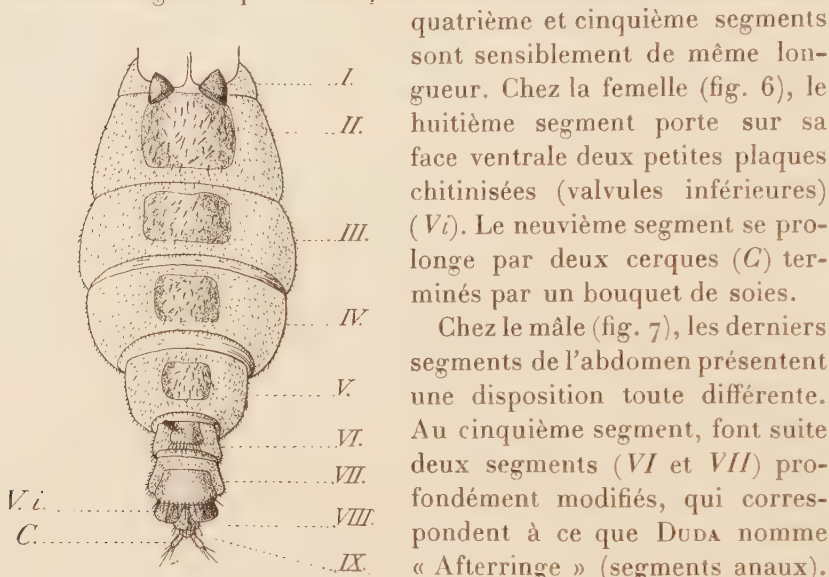


Fig. 6. — *A. pedestris* ♀. Face ventrale de l'abdomen (abdomen distendu). I à IX, segments abdominaux; Vi, valvules inférieures; C., cerques. $\times 40$; réduction 1/2.

quatrième et cinquième segments sont sensiblement de même longueur. Chez la femelle (fig. 6), le huitième segment porte sur sa face ventrale deux petites plaques chitinisées (valvules inférieures) (*Vi*). Le neuvième segment se prolonge par deux cerques (*C*) terminés par un bouquet de soies.

Chez le mâle (fig. 7), les derniers segments de l'abdomen présentent une disposition toute différente. Au cinquième segment, font suite deux segments (VI et VII) profondément modifiés, qui correspondent à ce que DUDA nomme « Afterringe » (segments anaux).

Le premier segment anal (VI) est représenté, du côté gauche de l'abdomen (fig. 7, A), par deux pièces chitinisées, l'une supérieure (*S*), l'autre inférieure (*I*). La pièce supérieure est triangulaire; elle se

prolonge en s'effilant sur le côté droit de l'abdomen (*S*, fig. 7, B); quant à la pièce inférieure, elle correspond à ce que DUDA appelle « Afterbauchring » (segment anal ventral). Par suite de la conformation du sixième segment l'extrémité de l'abdomen du mâle présente un aspect asymétrique. Le second segment anal (VII), ou segment terminal de l'abdomen, est en forme de calotte hémisphérique; il est fortement chitinisé et d'un noir brillant. Ce segment recouvre les pièces de l'armure génitale qui font saillie dans une échancrure qu'il porte sur sa face ventrale.

IV. *Pattes* (fig. 8, A, B, C). — Les pattes sont longues et de

teinte générale noire, à l'exception des hanches, des trochanters, de la base des fémurs et des tarses, qui sont bruns.

Les fémurs antérieurs et postérieurs sont plus épais et plus longs que les fémurs moyens ; tous portent une abondante pilosité, mais sans macrochètes caractéristiques.

Les tibias sont grêles et allongés ; ils sont caractérisés par la présence d'une longue soie préapicale externe (*s*, fig. 8, A). L'extrémité distale des tibias antérieurs (fig. 8, B) porte, sur la face pos-

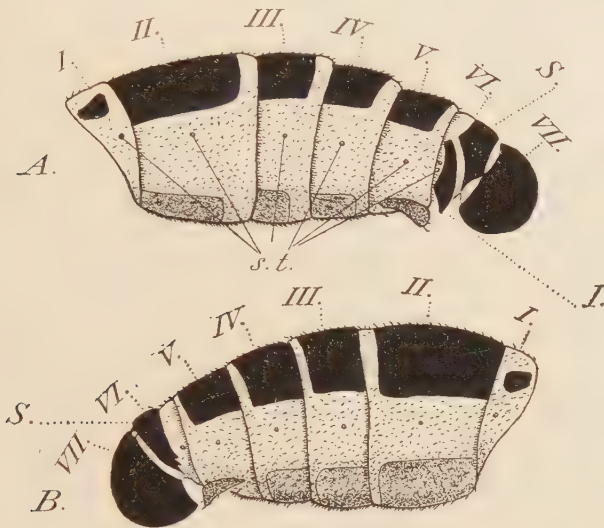


Fig. 7. — *A. pedestris* ♂. Abdomen. A., face latérale gauche ; B., face latérale droite. I à VII, segments abdominaux ; S., pièce supérieure ; I., pièce inférieure du premier segment anal. $\times 30$; réduction $1/3$.

téro-interne, une pilosité serrée formant brosse. Les tibias moyens (fig. 8, A) présentent deux macrochètes subapicaux : l'un antéro-externe, l'autre postéro-externe (ce dernier est parfois dédoublé) ; de plus, il y a quatre macrochètes apicaux ; l'un d'eux, situé près du bord antérieur, est développé en forme d'aiguillon. Les tibias postérieurs sont caractérisés par une forte épine terminale courbée sur le protarse ; elle est doublée, du côté interne, par deux épines plus grêles (fig. 8, C).

Le protarse antérieur est allongé ; sa face postéro-interne est hérissée de poils serrés (fig. 8, B) ; chez le mâle il porte un éperon courbé en dedans et vers le bas. Les premiers et deuxième articles

des tarses postérieurs sont élargis, plus particulièrement chez les mâles, où le premier porte un éperon courbé vers le bas (fig. 8,

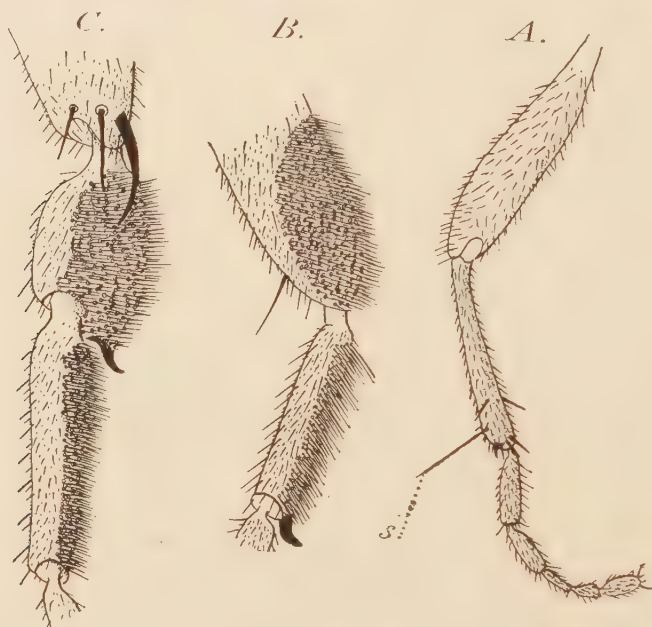


Fig. 8. — *A. pedestris*. A., face antéro-externe de la patte II; s., soie préapicale externe du tibia. $\times 37$; réduction $1/4$. B., extrémité inférieure du tibia I et premier article du tarse chez le mâle. C., Extrémité inférieure du tibia III et articles 1 et 2 du tarse chez le mâle. $\times 113$; réduction $1/4$.

C); de plus ces deux articles sont recouverts d'une pilosité courte et serrée formant brosse.

V. *Ailes* (fig. 5, planche I). — Les ailes sont représentées par de courts moignons, dont la longueur varie entre 0 mm. 47 et 0 mm. 75. Ces moignons sont garnis de poils courts; leur bord antérieur porte des soies longues et fortes. La nervation est en majeure partie indistincte; en effet, à part la costale et la première longitudinale, qui sont encore facilement reconnaissables, le reste du limbe alaire est occupé par des tronçons de nervures ou par un amas informe résultant de leur fusion. En même temps on constate que les nervures sont fortement élargies et se présentent sous l'aspect de larges cordons plus ou moins réguliers.

VI. *Balanciers* (fig. 9). — Comme les ailes, les balanciers sont

également réduits, et de ce fait n'ont pas été vus par certains auteurs. Leur morphologie est tout à fait différente de celle d'un balancier normal ; ils sont en effet représentés par deux petits prolongements blanchâtres, mesurant environ 0 mm. 140 de longueur sur une largeur de 0 mm. 060.

VII. *Armure génitale mâle* (fig. 10). — L'armure génitale du mâle d'*A. pedestris* n'a pas encore été décrite, elle présente les particularités morphologiques suivantes : •

Les diverses pièces de l'armure génitale mâle sont disposées dans une échancrure que présente sur sa face ventrale le segment terminal de l'abdomen (segment VII). Les bords de cette échancrure portent les cerques (*C*) qui sont représentés par deux lobes obtus, situés à la base de l'orifice anal. En avant et au-dessous des cerques prennent insertion les styles ou gonopodes (*S*). Les styles sont deux pièces triangulaires recourbées à leur extrémité en forme de crochet ; ils sont disposés à la façon des mors d'une pince. Les styles et les cerques sont garnis de longues soies.

L'ensemble des pièces copulatrices proprement dites est situé dans un anneau chitinisé : l'apodème de soutien (*as*). Celui-ci est formé par deux branches en forme de demi-cercle, qui prennent point d'appui en arrière sur les bords de l'échancrure génitale ; en avant, elles se réunissent au niveau d'une pièce impaire allongée : l'apodème du pénis (*ap*). En dedans de l'apodème de soutien, on observe, de chaque côté, deux pièces lamelleuses qui correspondent aux gonapophyses (*G*). Celles-ci sont formées par la soudure des gonapophyses antérieure, moyenne et postérieure. Leur forme est assez complexe, comme on peut s'en rendre compte par l'examen de la figure. Ces gonapophyses s'articulent en haut, de part et d'autre de l'extrémité arrondie d'une pièce impaire médiane située au-dessus de l'apodème du pénis ; c'est l'apodème du sac éjaculateur (*ae*).

L'*adeagus* (pénis) (*A*) est une pièce en forme de Z ; la portion supérieure (*s*) est effilée et sert à l'insertion de muscles ; la partie inférieure est volumineuse ; elle comprend le *phallus* (*p*), l'*hypo-*

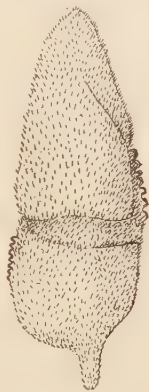


Fig. 9. — *A. pedestris*. Balancier.
× 525 ; réduction
1/2.

phallus (*hp*) et le *paraphallus* (*pa*). Le *phallus* est une pièce large, formée de lobes à bords crénelés. A la base de ces lobes, on observe

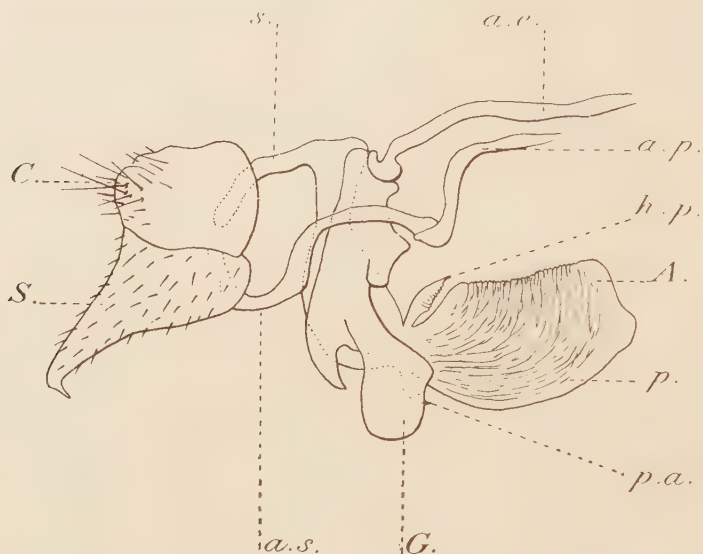


Fig. 10. — *A. pedestris*. Armure génitale ♂. *S.*, styles ou gonopodes ; *C.*, cerques ; *as*, apodème du soutien ; *ap.*, apodème du pénis ; *G.*, gonapophyse ; *ae.*, apodème du sac éjaculateur ; *A.*, ædeagus ou pénis ; *s.*, portion supérieure du pénis ; *p.*, *phallus* ; *hp.*, *hypophallus* ; *pa.*, *paraphallus*. $\times 152$; réduction $1/4$.

de petits prolongements ; les uns dorsaux forment l'*hypophallus*, les autres ventraux correspondent au *paraphallus*.

CHAPITRE II

BIOLOGIE

1. — Habitat et mode de vie dans la nature.

Dans son travail de 1923, DUDA donne quelques indications sur le mode de vie dans la nature de certaines espèces appartenant au genre *Borborus*. On les rencontre le plus souvent sur les détritux plus ou moins décomposés et fréquemment sur les excréments; ainsi s'explique qu'il soit possible de les observer durant toute l'année. Il existe encore un assez grand nombre d'espèces qui vivent dans les grottes; parmi celles-ci je citerai en particulier la forme aptère : *Speomyia absoloni* Bezzi (BEZZI, 1914). Jusqu'à ce jour le genre de vie d'*A. pedestris* n'était pas connu et à ce sujet DUDA (1923) pouvait écrire : « Ein gewisses Dunkel umhüllt noch » immer die Lebensweise der 2. *Borborus*-Art mit verkümmerten » Flügeln : *Apterina pedestris* ». Etant donnée la grande ressemblance de cette espèce avec les Fourmis, l'auteur pense qu'il existe un rapport de vie quelconque entre les deux formes.

La confrontation des dates et des conditions de capture d'*A. pedestris*, ainsi que l'examen des diverses stations où il a été signalé, nous permettront d'apporter quelques précisions sur son mode de vie.

Il est peu probable que l'espèce appartienne au milieu cavernicole; en effet l'étude de la faune des cavernes naturelles ou artificielles a été très poussée au cours de ces dernières années, et, à ma connaissance, la présence d'*A. pedestris* n'a pas été signalée dans ce milieu. Il en est de même en ce qui concerne l'hypothèse d'un rapport quelconque entre ce Diptère et les Fourmis, ainsi que le supposait DUDA; l'étude de la faune myrmécophile a fait l'objet de nombreux travaux, et pas un seul ne mentionne *A. pedestris*.

De même que de nombreuses espèces de la famille des *Borboridæ* *A. pedestris* est une forme qui vit dans les détritux décomposés. RICHARDS (1930) le signale sous des joncs coupés; MERCIER (1921 a)

l'a capturé sous des Algues décomposées : moi-même dans des coquilles de Mollusques (*Helix pisana* et *H. variabilis*) renfermant encore des débris en voie de putréfaction. L'espèce est très hygrophile ; on la trouve toujours au voisinage de l'eau : sur les rivages maritimes, sur le bord des rivières, des lacs et des étangs.

Si l'on se reporte à la liste des stations où a été signalé *A. pedestris*, on constate qu'il ne se rencontre pas au sud de l'isotherme de $+20^{\circ}$. Cependant les régions qu'il habite, présentent entre elles des écarts de température considérables ; en effet il a été signalé de l'embouchure de l'Énisséi, soit au delà du cercle polaire arctique, jusqu'en des points où le climat est beaucoup plus tempéré, les environs de Paris par exemple. *A. pedestris* est donc une espèce eurytherme, mais à eurythermie restreinte, liée à une température maxima de $+20^{\circ}$. C'est d'ailleurs ce que confirment les dates de capture de cette espèce. En effet elle a été le plus souvent recueillie au cours de la saison froide de l'année ; c'est ainsi que MAZARAKIJ la signale au printemps ; BOULY DE LESDAIN (1910), d'après la date de publication de sa note, l'aurait trouvée en décembre ou en janvier ; RICHARDS (1930) en indique la capture durant les mois froids de l'année ; MERCIER (1921 a) et moi-même l'avons capturée en plein hiver. Jusqu'ici je ne connais que deux indications de capture durant l'été ; ce sont celles mentionnées par ZETTERSTEDT (1844) (juillet) et par SÉGUY (1934) (août).

L'examen des faits relatifs aux captures d'*A. pedestris* (dates, conditions, stations) nous permet donc de le considérer comme une espèce hygrophile, détriticole et à eurythermie limitée. La réussite d'une technique d'élevage basée sur ces conclusions est venue confirmer le bien-fondé de celles-ci.

2. — Technique d'élevage.

a) *Imago*. — Toute tentative d'élevage d'une espèce de Diptère est rendue difficile en raison de la faculté du vol chez ces Insectes. Il est en effet indispensable de leur fournir un espace suffisamment vaste pour leur permettre de voler et de s'accoupler. Aussi l'expérimentateur se voit-il dans l'obligation d'utiliser des cages d'assez grandes dimensions. D'autre part, en raison de leur facilité d'envol, ces Insectes sont d'une manipulation délicate, ce qui exige

l'utilisation de dispositifs spéciaux pour les prélever. Ces difficultés n'existent pas avec *A. pedestris* qui constitue un matériel de choix pour les élevages en laboratoire.

J'ai utilisé dans ce but des vases de verre cylindriques mesurant environ 9 centimètres de haut sur 4 à 5 centimètres de diamètre; l'emploi de vases d'un plus grand volume m'a montré que l'évaporation y est trop intense et entraîne la dessiccation de la nourriture. Dans chaque bocal j'ai mis en place tantôt un seul couple, tantôt plusieurs mâles et plusieurs femelles (de 5 à 6 au plus). Les ouvertures des bocaux sont obturées à l'aide d'une gaze à mailles fines. Les diverses manipulations nécessitées par l'entretien de l'élevage s'effectuent avec la plus grande facilité; il suffit d'enlever la gaze qui obture l'orifice du bocal et de la remplacer par un verre de montre afin d'éviter la fuite des individus qu'il renferme et qui sont susceptibles de grimper avec rapidité le long des parois.

Les bocaux d'élevage doivent être maintenus dans un grand état de propreté. En effet ils sont rapidement pollués par les déjections des occupants; de plus, malgré toutes les précautions, il se développe à la longue des moisissures susceptibles d'entraîner de mauvaises conditions de vie.

L'élevage ainsi compris demande peu de place; c'est ainsi qu'il est possible d'élever une centaine de couples, leurs pontes et leurs pupes sur une étagère mesurant environ 1 m. 50 de longueur sur 70 centimètres de largeur et 50 centimètres de hauteur.

La question de l'éclairage paraît être secondaire. En effet, bien que mes élevages aient été exposés à la lumière du jour, j'ai néanmoins effectué des essais à la lumière artificielle ou dans l'obscurité, et je n'ai constaté aucune modification dans le comportement des individus, qu'ils soient dans l'une ou l'autre de ces conditions. Cependant il faut éviter que les rayons du soleil frappent directement les bocaux; car il se produit ainsi une évaporation intense et une élévation de température qui sont nuisibles.

Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, *A. pedestris* est une forme qui affectionne une température relativement basse. Cette constatation s'est trouvée vérifiée par les remarques que j'ai faites au cours de mes élevages. Ceux-ci ont été maintenus à la température du laboratoire, soit entre 15° et 20°. J'ai constaté qu'en été, alors que la température était supérieure à 20°, il y avait un ralentissement très net de mon élevage. Comme j'ai pu le véri-

fier, des températures supérieures à 20° entraînent en grande partie l'arrêt du développement embryonnaire. Ayant placé des couples en pleine période de ponte dans une étuve réglée à 23°, je n'ai constaté aucun arrêt de la ponte ; mais je n'ai obtenu aucun descendant par suite du non développement des œufs. La température optima qui convient donc au développement embryonnaire d'*A. pedestris* est comprise entre 15° et 20°.

Le choix d'une nourriture convenable pour mes élevages a nécessité plusieurs tentatives. Tout d'abord, j'ai essayé des pâtées constituées d'un mélange de feuilles mortes et d'excréments divers. Dans ces conditions, *A. pedestris* pondait peu et la mortalité larvaire était élevée. De plus, des cultures d'Acariens se développaient et ceux-ci, envahissant le corps des imagos, entraînaient leur mort. C'est alors que j'ai employé la salade crue écrasée et mélangée à la chair d'escargots d'espèces diverses ; mais ce milieu nutritif a favorisé le développement de Nématodes, qui, en se fixant sur les *Apterina*, déterminaient leur mort.

Après ces essais infructueux j'ai adopté une pâtée constituée de salade cuite et de viande crue hachée. Cette pâtée doit avoir la consistance d'une compote, afin de permettre aux Aptérines de se nourrir en aspirant les liquides nutritifs qu'elle renferme et d'éviter qu'elles ne s'engluent. Dans ce but, la salade cuite est finement hachée ainsi que la viande crue ; puis l'ensemble est écrasé dans un mortier. Cette pâtée ne doit pas être conservée trop longtemps, car elle se corrompt rapidement et devient toxique pour les insectes.

La nourriture est donnée de la façon suivante : au fond de chaque bocal je dispose une bande de papier-filtre de 1 à 2 centimètres de large, pliée sur plusieurs épaisseurs ; sur le carré de papier ainsi formé je dépose pour un couple une parcelle de nourriture de la grosseur d'une noisette.

L'humidité du milieu joue un rôle important dans les élevages de Diptères ; car, pour maintenir leur métabolisme, ces Insectes réclament quotidiennement une grande quantité d'eau : de plus, l'atmosphère des récipients doit être toujours humide, afin de ne pas provoquer la dessiccation de la nourriture et des œufs qui y sont pondus. En vue d'éviter ces accidents, j'ai entretenu l'humidité nécessaire au moyen d'un tampon de coton imbibé d'eau placé sur la nourriture. Il est indispensable de renouveler cette eau tous les jours et même plusieurs fois par jour, si besoin est.

La circulation de l'air dans les bouches est assurée par leur fermeture au moyen d'une gaze à mailles fines. Malgré la taille relativement petite des mailles de ce tissu, la circulation de l'air est néanmoins suffisante, comme le prouve la rapidité d'évaporation de l'eau imbibant le coton.

La technique d'élevage, que j'ai employée pour *A. pedestris*, correspond à celle que TURNER (1931) a utilisée avec succès dans l'élevage d'un autre Borboride : *Leptocera fontinalis* Fallen.

b) *Larves*. — L'élevage de la larve d'*A. pedestris* se fait dans les mêmes conditions que celui de l'imago. Comme nous le verrons, cette espèce pond ses œufs de préférence sur la nourriture. Chaque matin, je prélevais la nourriture de la veille et je la portais avec les œufs qui y étaient pondus dans de petits flacons à large ouverture, mesurant environ 6 centimètres de haut sur 5 centimètres de diamètre; ces flacons étaient obturés par un fragment de gaze maintenu en place par un anneau de caoutchouc. Dès leur éclosion les larves se précipitent sur la nourriture; il suffit alors de veiller à ce que l'humidité demeure suffisante et, si besoin est, d'ajouter de la nourriture fraîche.

c) *Pupes*. — Parvenues à leur complet développement, les larves ne tardent pas à se transformer en pupes. La pupaison se fait dans le coton qui recouvre la nourriture. Au fur et à mesure de leur apparition les pupes sont prélevées, puis lavées dans une solution de formol à 1 o/o. Si l'on néglige cette précaution, les pupes sont rapidement envahies par des moisissures susceptibles de tuer les nymphes. Après ce lavage les pupes sont portées dans des boîtes de Pétri dont le fond est recouvert de coton imbibé d'eau. Tous les jours les imagos éclos sont prélevés et examinés en vue de reconnaître leurs particularités.

Les caractéristiques de chaque couple, la date de sa formation, son pédigré, le nombre et les particularités de ses descendants étaient soigneusement notés. Au début de mes recherches j'ai même relevé le nombre quotidien des œufs pondus par chaque couple, ainsi que le nombre des pupes; mais, devant la rapide extension de mes élevages, j'ai dû renoncer à consigner ces détails.

L'inaptitude au vol d'*A. pedestris*, sa facilité d'adaptation à des conditions de vie en laboratoire, sa fécondité font donc de cette espèce un matériel de choix pour des recherches biologiques. J'ai pu ainsi étudier et décrire pour la première fois le cycle complet de ce diptère.

3. — Accouplement.

L'accouplement chez *A. pedestris* ne s'observe généralement que quelques jours après l'éclosion. Les conjoints s'accouplent à n'importe quel moment de la journée et même dans l'obscurité, ainsi que je l'ai constaté pour des couples maintenus à l'abri de la lumière dès l'éclosion et qui m'ont donné cependant des pontes

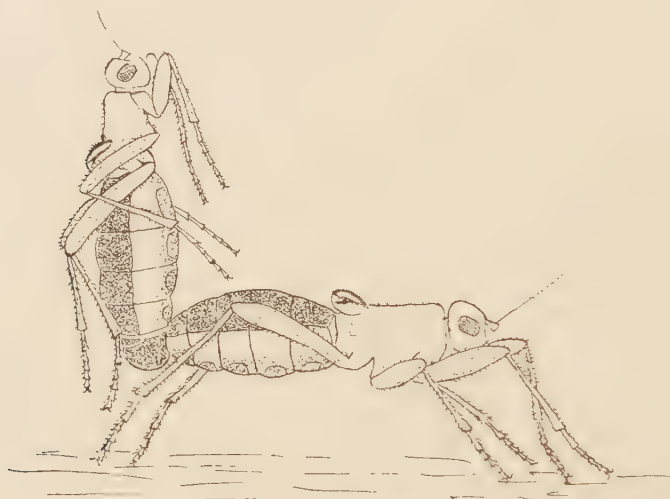


Fig. 11. — Position des conjoints durant l'accouplement (schématique).

normalement fécondées. L'accouplement n'est précédé d'aucun préliminaire, tels que ceux que l'on connaît chez de nombreux Insectes. Quand le mâle rencontre la femelle, il bondit brusquement sur son dos, la saisit avec ses pattes et recourbe son abdomen pour atteindre son ouverture génitale. Lorsque le mâle est parvenu à ses fins, il relâche son étreinte et son corps se redresse perpendiculairement à celui de la femelle (fig. 11) ; cette position persiste pendant toute la durée de l'accouplement. Celui-ci se prolonge durant un laps de temps variable, mais dépassant toujours plusieurs minutes, au cours desquelles la femelle se déplace, entraînant le mâle.

4. — Ponte.

Le début de la ponte ne suit pas immédiatement l'accouplement ; il peut s'écouler entre ces deux actes un temps plus ou moins long et qui est sans doute en rapport avec le degré de maturité des œufs. Néanmoins l'appariage est nécessaire pour déclencher la ponte normale ; c'est ainsi que chez des femelles, isolées dès l'éclosion, je n'ai jamais observé que l'émission de quelques œufs stériles. Si l'accouplement est nécessaire pour déclencher la ponte, il n'est pas indispensable pour en maintenir le rythme ; j'ai élevé des femelles, qui, bien que séparées de leur mâle depuis plus d'un mois, ont donné des pontes tout à fait comparables, tant au point de vue du nombre des œufs que de leur fécondation, à celles de femelles maintenues en présence de mâles.

A. pedestris pond ses œufs isolément et les dépose au hasard, çà et là, sur la nourriture. La ponte se poursuit durant toute la vie de la femelle, mais avec des arrêts répétés, dont la durée n'excède pas un jour ou deux. Lorsque la période de ponte est terminée, la femelle ne tarde pas à mourir.

Le nombre des œufs émis en une seule journée est variable suivant les individus ; j'ai observé au cours de mes élevages certaines femelles qui pondaient jusqu'à 20, 30 et même 45 œufs par jour ; mais ce sont là des cas exceptionnels et la moyenne quotidienne, en pleine période de ponte, oscille autour d'une dizaine d'œufs. Le nombre total des œufs pondus par une même femelle, pour une durée de vie normale (45 jours en moyenne), est de 350 à 450 œufs. Ce chiffre peut être beaucoup plus important dans certains cas, où la durée de la vie est de trois et même de quatre mois, ainsi qu'il m'a été donné de l'observer. Il faut noter que, malgré la grande quantité d'œufs pondus, le nombre des imagos est relativement faible, car beaucoup d'œufs n'éclosent pas.

5. — Œuf et éclosion de la larve.

L'œuf d'*A. pedestris* (fig. 12) se présente sous l'aspect d'un petit corpuscule blanc nacré, allongé, fusiforme et légèrement tronqué à l'une de ses extrémités ; il mesure de 0 mm. 9 à 1 millimètre de

longueur sur 0 mm. 3 à 0 mm. 4 dans sa plus grande largeur. La forme et les dimensions sont peu variables. Cependant j'ai observé quelques œufs d'une forme anormale, due à un raccourcissement de la longueur ; celle-ci variait alors entre 0 mm. 5 et 0 mm. 7 ; ils ont donné naissance à des larves normales.

L'orientation des œufs est facile ; l'extrémité tronquée correspond au pôle antérieur ; la face dorsale présente une forte convexité, alors que la face ventrale est presque plane. A l'extrémité antérieure de la face ventrale on remarque une petite surface déprimée et circonscrite par un léger bourrelet ; cette petite zone, que j'appelle l'aire antérieure (*a*), correspond à la brusque courbure de la face ventrale vers le dos. C'est sur l'aire antérieure qu'est situé le micropyle et c'est le long du bourrelet, qui la délimite, que se fait la déhiscence, lors de l'éclosion de la larve.

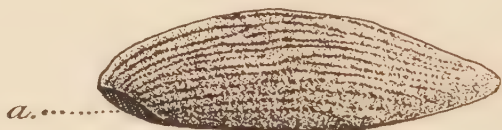


Fig. 12. — *A. pedestris*. Profil d'un œuf. *a.*, aire antérieure. $\times 52$.

L'œuf est protégé par une double enveloppe : une membrane vitelline et un chorion externe. La membrane vitelline apparaît comme une mince pellicule transparente, sans ornementation ; elle n'adhère pas au chorion. En effet, en comprimant légèrement un œuf, on détermine une rupture du chorion, qui peut alors être facilement séparé de la membrane vitelline. Le chorion ou membrane externe est plissé ; on distingue, à un faible grossissement, une succession de crêtes et de sillons plus ou moins sinueux, parfois anastomosés les uns avec les autres et disposés parallèlement au grand axe de l'œuf. Ces plis font défaut sur l'aire antérieure. De plus, le chorion présente une ornementation constituant un réseau à mailles de forme irrégulières ; ces mailles apparaissent très petites dans les sillons, alors que sur les crêtes elles sont de plus grande taille. Sur l'aire antérieure l'ornementation du chorion est constituée par un réseau à mailles polygonales de grandes dimensions, plus particulièrement autour du micropyle (fig. 13). Celui-ci présente une disposition particulière. Alors que, chez la plupart des

Insectes, le micropyle est un orifice de forme variable, mais percé perpendiculairement à la surface de l'œuf, chez *A. pedestris*, il se présente sous l'aspect d'une fente oblique.

La durée du développement embryonnaire est, pour une température de 18° environ, de deux jours. Dès le début du second jour on commence à distinguer par transparence des taches sombres qui correspondent aux stigmates terminaux et à l'armure buccale de la jeune larve. Les contours de ces organes se précisent peu à peu et il arrive un moment où l'on peut facilement observer les mouvements de la larve dans la coque de l'œuf. Lors de l'éclosion l'œuf se fend le long du bourrelet qui limite l'aire antérieure ; la membrane vitelline est vraisemblablement déchirée par la larve qui fait alors saillie par l'orifice ainsi déterminé.

Par des mouvements de va et vient elle distend de plus en plus cet orifice, provoquant des déchirures longitudinales des bords de la coque de l'œuf. Grâce à ses crochets, la larve prend point d'appui sur les bords de l'ouverture d'éclosion et attire ainsi à elle l'extrémité postérieure de son corps. Lorsqu'elle est à moitié sortie de l'œuf, elle fait avancer rapidement sa libération par des mouvements de rotation et de balancement ; au fur et à mesure de la sortie de la larve, la coque de l'œuf se flétrit. Dès son éclosion la larve se met en quête de nourriture.

La durée totale de l'éclosion est relativement longue ; en effet, les périodes d'activité sont fréquemment séparées par des périodes de repos. Il arrive même parfois que la larve effectue des mouvements rétrogrades et rentre presque complètement dans l'œuf, allongeant ainsi le temps d'éclosion, qui dure de 30 à 45 minutes.



Fig. 13. — *A. pedestris*.
Micropyle de l'œuf. $\times 810$.

6. — Morphologie et anatomie de la larve.

La vie larvaire d'*A. pedestris* dure de cinq à six jours environ, durant lesquels la larve passe par trois états successifs avec deux mues intercalaires. On sait que le « trimorphisme larvaire » (PANTEL)

est un fait général pour toutes les larves de Diptères cyclorhaphes (KEILIN, 1915).

a) *Larve primaire au stade I* (fig. 15). — La larve primaire d'*A. pedestris*, telle que l'on peut l'observer dès l'éclosion, est de petite taille; elle mesure de 1 mm. 3 à 1 mm. 5 de longueur sur 0 mm. 2 à 0 mm. 4 de largeur. Le corps est cylindro-conique; il se compose d'un segment céphalique, de trois segments thoraciques et de huit segments abdominaux.

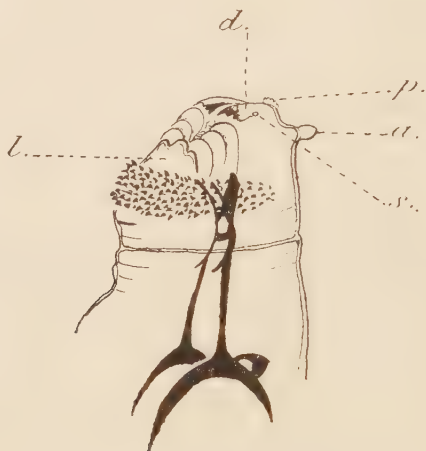


Fig. 14. — *A. pedestris*. Segment céphalique de la larve au stade I. *d.*, lame denticulée surplombant l'orifice buccal; *l.*, lèvres inférieures; *a.*, antenne; *p.*, palpe maxillaire; *s.*, papille sensorielle ventrale. $\times 240$.

Le segment céphalique (fig. 14) est court et de forme tronconique; son extrémité antérieure est divisée par une dépression médio-ventrale en deux lobes symétriques, qui portent chacun un complexe antenno-maxillaire; sur la face ventrale s'ouvre l'ouverture buccale. Celle-ci est surplombée, en avant, par deux lames denticulées (*d*) qui portent chacune sur leur angle interne trois grosses dents fortement chitinisées. En arrière la bouche est limitée par une lèvre inférieure (*l*) formée par une pièce trilobée. De chaque côté de la bouche la face est creusée de deux sillons courbes concaves en arrière; ces sillons sont bordés de crêtes; ils sont caractéristiques du masque facial de la larve au stade I.

Le complexe antenno-maxillaire se compose de deux paires d'or-

ganes sensoriels : l'antenne proprement dite (*a*) et le palpe maxillaire (*p*). L'antenne occupe une position latéro-dorsale à l'extrémité antérieure de la tête ; elle se présente sous forme d'une petite cloche transparente reposant par sa base sur un socle cylindrique enfoncé dans les téguments. Cet organe est en rapport avec un bulbe nerveux qui apparaît sous l'aspect d'une masse allongée, unie aux ganglions cérébroïdes par l'intermédiaire d'un filet nerveux. Le palpe maxillaire est situé en avant et en dehors de l'antenne ; il est formé par une petite protubérance surmontée de papilles en nombre et de taille variables. Cet organe est également en rapport avec un bulbe nerveux sous-jacent ; il reçoit aussi un filet nerveux issu du bulbe antennaire ; cette anastomose est « un fait général pour toutes les larves de Diptères cyclorhaphes » (KEILIN, 1915). En plus de ces deux organes, il existe encore sur la face ventrale, près du bord externe de chacune des lames denticulées surplombant la bouche, une petite papille sensorielle (*s*) située à l'extrémité d'un filet nerveux.

Le bord postérieur du segment céphalique porte une garniture de crochets qui est particulièrement développée sur la face ventrale. Cette collerette joue un rôle dans la progression de la larve.

Les segments thoraciques, au nombre de trois, sont nus et dépourvus de crochets.

Les segments abdominaux, au nombre de huit, sont caractérisés par la présence dans la région latéro-dorsale de crochets disposés de part et d'autre de la limite séparant deux segments successifs ; il en existe donc sept séries. Chacune de ces séries comprend deux rangs de forts crochets aplatis ; l'un est situé sur le bord antérieur du segment et ses crochets sont dirigés en arrière ; l'autre occupe le bord postérieur du segment précédent et ses crochets sont recourbés en avant. Il résulte de cette disposition que la limite entre deux segments consécutifs est bordée de chaque côté par une rangée de crochets à orientation inverse. En dehors de ceux-ci, il en est d'autres plus petits et d'autant moins nombreux que l'on s'éloigne de la ligne médio-ventrale.

Le dernier segment abdominal est arrondi en arrière ; sur sa face dorsale il porte les stigmates postérieurs et l'anus sur sa face ventrale. Celui-ci s'ouvre au centre d'une plage tégumentaire bombée ; en arrière et au-dessus de l'orifice anal le segment terminal de l'abdomen présente une petite saillie garnie de crochets.

La disposition anatomique des organes de la larve primaire d'*A. pedestris* (fig. 15) est, dans l'ensemble, celle qui est commune aux larves des Diptères cyclorhaphes.

L'appareil digestif comprend trois parties : l'intestin antérieur,

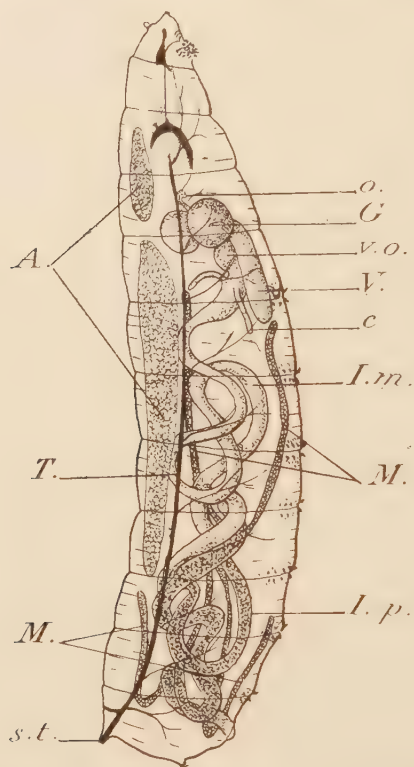


Fig. 15. — *A. pedestris*. Larve au stade I. *o.*, œsophage; *vo.*, valvule œsophagienne; *Im.*, intestin moyen; *c.*, cæcum; *Ip.*, intestin postérieur; *M.*, tube de Malpighi; *A.*, tissu adipeux; *G.*, ganglions cérébroïdes; *V.*, masse nerveuse ventrale; *st.*, stigmates postérieurs; *T.*, trachée. $\times 102$; réduction 1/4.

l'intestin moyen et l'intestin postérieur. L'intestin antérieur est représenté par un œsophage (*o*) court et étroit; il passe à travers les masses nerveuses du collier péri-œsophagien et se termine au niveau du premier segment abdominal par une valvule œsophagienne (*vo*) de forme globuleuse. L'intestin moyen (*Im*) lui fait suite; c'est un tube allongé qui décrit de nombreuses circonvolu-

tions et occupe la plus grande partie de la cavité générale de la larve. La partie antérieure de l'intestin moyen est élargie ; dans ce renflement débouchent quatre cæcums (*c*) de petites dimensions. L'intestin postérieur (*Ip*) est court ; sa portion terminale est dilatée en une petite ampoule rectale. A l'union de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur débouchent quatre tubes de Malpighi (*M*) disposés par paire ; deux des tubes sont orientés vers la région antérieure du corps et s'étendent jusqu'aux segments thoraciques, les deux autres se dirigent en arrière et occupent les derniers segments abdominaux.

Le tissu adipeux (*A*) est peu développé chez la larve primaire ; il est réparti en trois masses principales : l'une est située au-dessus de l'œsophage, les deux autres forment deux bandes de chaque côté de la ligne médiane et occupent la région dorsale des segments I à VI de l'abdomen.

Le système nerveux est très condensé, comme chez la plupart des larves de Diptères. Il est représenté par deux gros ganglions cérébroïdes (*G*) de forme sphérique, situés à la limite du dernier segment thoracique et du premier segment abdominal ; ces ganglions sont unis par un collier péri-œsophagien à une masse nerveuse ventrale (*V*) s'étendant dans les premiers segments abdominaux ; celle-ci correspond à la condensation de la chaîne nerveuse ventrale.

La larve primaire d'*A. pedestris* est métapneustique ; elle respire par l'intermédiaire de deux stigmates (*st*) qui sont situés sur la face dorsale à l'extrémité postérieure du dernier segment abdominal. Chaque stigmate s'ouvre à l'extérieur par deux orifices placés côte à côte à l'extrémité tronquée d'une courte papille cylindrique de teinte noire. Chacun de ces orifices est circonscrit par un péritrème denticulé. Le pourtour de la papille stigmatique porte trois bouquets de longs poils parfois bifurqués. Le système trachéen est représenté, de chaque côté du corps, par une trachée (*T*) qui fait suite à chacun des stigmates postérieurs et s'étend longitudinalement dans la région dorsale du corps jusqu'au second segment thoracique. Ces deux trachées sont unies l'une à l'autre par une commissure transverse située peu après leur origine ; chacune d'elles donne naissance à des ramifications dirigées en avant vers la région ventrale du corps de la larve ; parmi celles-ci, la première et la dernière sont les plus importantes.

L'armure bucco-pharyngienne de la larve primaire, d'*A. pedestris* (fig. 16) présente certains caractères qui sont propres à l'espèce. L'ensemble de cette armure est constitué par trois pièces : une pièce pharyngienne ou basilaire (*B*), une pièce antérieure dorsale (*A*) et une pièce médiane ventrale (*V*).

La pièce pharyngienne ou basilaire (*B*) se présente sous l'aspect de deux grands crochets en forme de croissants étroits, convexes en avant, et disposés dans le plan sagittal de la larve. Du côté dorsal

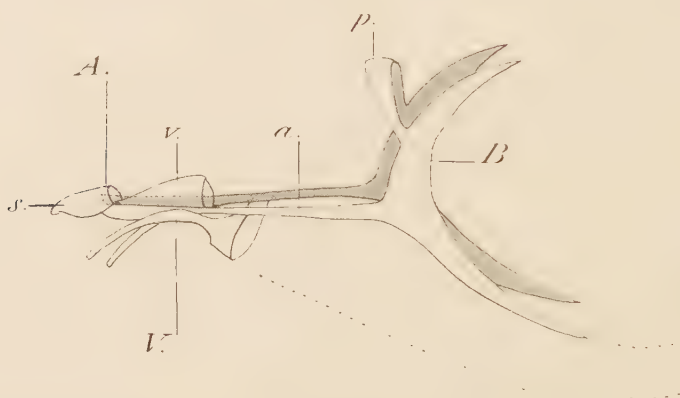


Fig. 16. — *A. pedestris*. Armure buccale de la larve au stade I. *B.*, pièce pharyngienne ou basilaire; *A.*, pièce antérieure dorsale; *V.*, pièce médiane ventrale; *p.*, arcade chitinisée unissant les deux branches supérieures de la pièce basilaire; *a.*, apophyse antérieure de la pièce basilaire; *v.*, partie postérieure en forme de voûte de la pièce antérieure dorsale; *s.*, crochet médian dorsal (le plancher du pharynx est indiqué en pointillé). $\times 492$; réduction 1/3.

ces crochets sont unis par une arcade chitinisée (*p*); du côté ventral les branches inférieures de chaque crochet correspondent aux bords chitinisés d'une lame mince qui se prolonge en arrière et se soude en avant à la pièce médiane ventrale; c'est le plancher du pharynx. Le bord convexe de chaque crochet se continue par une apophyse antérieure (*a*) en forme d'étroite baguette dirigée en avant et élargie à son extrémité. Chacune d'elles donne un point d'appui à la pièce antérieure dorsale.

La pièce antérieure dorsale, encore appelée crochet médian dorsal (*A*), est constituée en arrière par une voûte (*v*) à concavité inférieure, inclinée vers le bas et en avant; elle se continue par une

portion antérieure creuse (*s*), en forme de sac ouvert en arrière, et dont l'extrémité, aplatie dans le sens latéral, forme le crochet médian dorsal. Cette portion creuse peut être interprétée comme résultant du repliement vers le haut des bords de la voûte postérieure et de leur soudure le long de la ligne médiane dorsale.

La pièce médiane ventrale (*V*) présente, de chaque côté, une baguette étroite et courbée vers le bas; la portion moyenne de

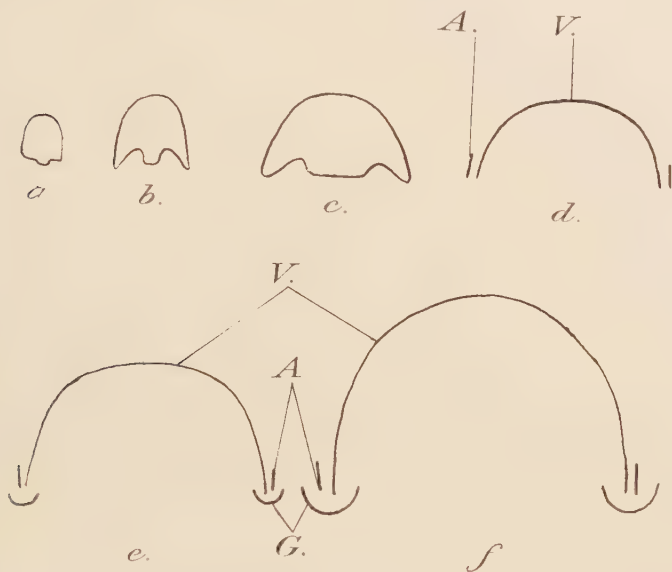


Fig. 17. — *A. pedestris*. Coupes transversales de la pièce antérieure dorsale de la larve primaire. *V.*, voûte postérieure; *A.*, apophyse antérieure de la pièce basilaire; *G.*, gouttière de la pièce médiane ventrale (demi-schématique). $\times 810$; réduction $1/3$.

chaque baguette est creusée d'une gouttière, dans laquelle vient se loger l'apophyse antérieure (*a*) de la pièce basilaire, ainsi que le bord de la voûte de la pièce antérieure dorsale (fig. 17, *e* et *f*). Les deux baguettes sont unies l'une à l'autre du côté ventral par une arcade à concavité supérieure et à direction oblique en arrière et vers le bas; le plancher du pharynx fait suite à cette arcade. C'est à l'union de ces deux pièces que débouche le canal commun des glandes salivaires.

L'examen de la figure 17, qui correspond à des coupes transversales de la pièce antérieure dorsale, montre sa forme et ses rapports

avec les autres pièces de l'armure buccale. La figure *a* correspond à une coupe intéressant l'extrémité du crochet terminal ; à ce niveau la section de ce dernier se présente sous l'aspect d'un étrier. Des coupes passant dans les régions moyenne et postérieure du crochet (*b* et *c*) montrent que la paroi supérieure de celui-ci est toujours concave ; mais sa paroi inférieure porte une carène médiane, longée de chaque côté par deux sillons, limités en dehors par des prolongements, résultant du repliement des bords de la voûte postérieure. La figure *d* correspond à une coupe qui passe en arrière du crochet terminal ; la voûte postérieure (*V*) y est peu élevée au-dessus de la section des prolongements antérieurs (*A*) de la pièce basilaire. Par contre, sur les figures *e* et *f* qui correspondent à des coupes intéressant la voûte postérieure à des niveaux de plus en plus éloignés du crochet terminal, celle-ci apparaît de plus en plus haute par rapport aux sections des prolongements antérieurs de la pièce basilaire. Ces derniers, comme le montre cette série de coupes, occupent une position externe par rapport aux bords de la voûte postérieure (*V*) ; les uns et les autres sont logés dans la gouttière (*G*) que présente la partie moyenne de la pièce médiane ventrale.

La durée du premier stade larvaire est, pour une température de 18° environ, de 48 heures, durant lesquelles la taille de la larve croît du simple au double. En effet, à l'éclosion elle mesure, comme nous l'avons vu, de 1 mm. 2 à 1 mm. 5 de longueur et, au moment de la première mue, elle atteint 2 mm. 5 à 2 mm. 8. Au cours des heures précédant la mue, on observe des transformations ; celles-ci intéressent plus particulièrement l'armure bucco-pharyngienne et l'appareil respiratoire, dont on distingue les nouveaux éléments, qui se substituent aux anciens. La durée de la mue est très courte ; la larve rejette brusquement son armure buccale ; puis par une série de contractions, elle se libère des stigmates postérieurs. En même temps il se produit une rupture des téguments au niveau du dernier segment abdominal par laquelle la larve sort de son exuvie. Aussitôt la mue terminée, la larve se met en quête de nourriture.

b) Stade II. — Le second stade larvaire se différencie nettement du premier par la disposition de l'appareil respiratoire et la morphologie de l'armure bucco-pharyngienne.

Le segment céphalique (fig. 18) présente des modifications qui intéressent le masque facial larvaire. De chaque côté de l'orifice

buccal la face est creusée dans sa moitié postérieure de sillons bifurqués; dans sa moitié antérieure ces sillons font place à plusieurs rangées d'écailles denticulées.

Les organes sensoriels, complexe antenno-maxillaire et papille sensorielle ventrale, ont une disposition identique à celle qu'ils présentaient au stade I.

Le premier segment thoracique porte de chaque côté un tubercule stigmatifère. Les segments abdominaux ne montrent aucune modification importante et il en est de même en ce qui concerne la disposition des organes internes.

L'appareil respiratoire de la larve d'*A. pedestris* au stade II est



Fig. 18. — *A. pedestris*. Face ventrale du segment céphalique de la larve au stade II. c., crochet buccal; l., lèvre inférieure. $\times 152$.

caractérisé par l'apparition d'une paire de stigmates prothoraciques; la larve II est donc amphipneustique. Chaque stigmate prothoracique s'ouvre à l'extrémité d'un tubercule stigmatifère de coloration jaune, situé sur les côtés du premier segment thoracique au voisinage de son bord postérieur.

Les stigmates postérieurs présentent un aspect analogue à ceux de la larve au stade I. Chacun d'eux s'ouvre à l'extérieur par trois orifices contigus, situés à l'extrémité d'un tubercule stigmatifère en forme de courte papille cylindrique de coloration noire. Chacun des orifices (fig. 19) est circonscrit par un pérित्रème denticulé. La plaque stigmatique porte sur son pourtour trois bouquets de poils bifurqués; de plus, elle présente du côté interne une petite dépression (*ce*), qui correspond à l'empreinte de l'appareil stigmatique du stade précédent; c'est la cicatrice externe.

L'armure bucco-pharyngienne de la larve au stade II (fig. 20) présente une structure très différente de celle existant au stade I. Cette armure est constituée par un ensemble de pièces chitinisées, parmi lesquelles on distingue une pièce pharyngienne ou basilaire (*B*), une pièce intermédiaire (*H*) et une paire de crochets buccaux (*C*).

La pièce pharyngienne ou basilaire (*B*) est représentée par deux forts crochets symétriques de part et d'autre de la ligne médiane et affectant la forme d'un U couché, ouvert en arrière. La branche

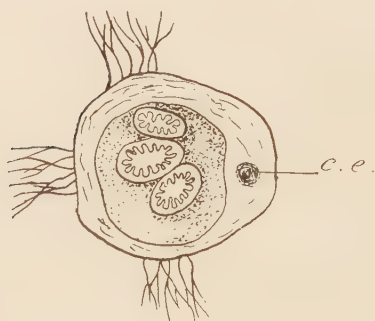


Fig. 19. — *A. pedestris*. Stigmate postérieur de la larve au stade II. *ce.*, cicatrice externe. $\times 810$.

cher du pharynx ; elle se prolonge en avant par une apophyse bifurquée (*a*). Les deux crochets sont unis l'un à l'autre au niveau de leur bord antérieur convexe par une arcade chitinisée (*p*), dont la portion centrale élargie est creusée d'orifices irréguliers.

La pièce intermédiaire (*H*) est encore appelée, en raison de sa forme, pièce en H ; elle est constituée par deux branches longitudinales réunies par une pièce d'union transversale. La partie postérieure

de chacune des branches longitudinales vient se loger dans la bifurcation de l'apophyse correspondante (*a*) de la pièce basilaire. A l'extrémité antérieure de chacune des branches s'articule un crochet buccal (*C*). La pièce d'union est inclinée vers le bas et présente une légère concavité dorsale ; le plancher du pharynx lui fait suite en arrière. La région médiane de la pièce d'union est creusée, au voisinage de son bord postérieur, d'une petite gouttière qui donne passage au canal commun des glandes salivaires. On observe encore dans la région antérieure de la pièce en H une petite lame chitinisée (*v*), logée entre les branches longitudinales. Cette lame est caractérisée par la présence de deux petites surfaces non chitinisées qui apparaissent sous l'aspect de deux taches claires situées non loin de son bord postérieur.

Chacun des crochets buccaux (*C*) comprend deux parties : l'une

postérieure, l'autre antérieure. La partie postérieure est allongée et de forme rectangulaire; son bord supérieur présente un prolongement postérieur; son bord inférieur est creusé d'une échancrure au niveau de laquelle s'articule une petite pièce (*b*) formant une courte baguette acuminée. Au-dessus de cette échancrure, il existe sur la partie postérieure du crochet deux taches claires qui correspondent à des points non chitinisés. La partie antérieure est formée par un puissant crochet dirigé vers le bas et à marge dentelée.

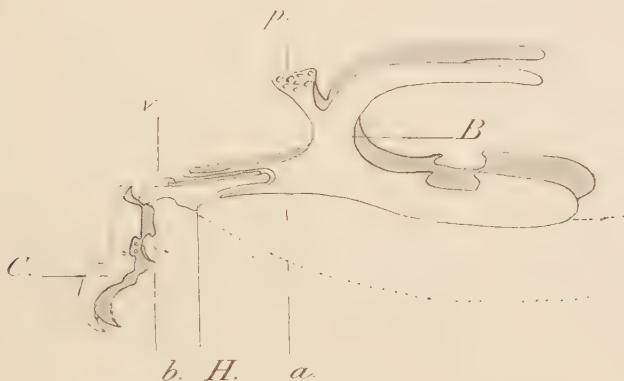


Fig. 20. — *A. pedestris*. Armure bucco-pharyngienne de la larve au stade II. *B.*, pièce basilaire ou pharyngienne; *H.*, pièce intermédiaire; *C.*, crochets buccaux; *a.*, apophyse antérieure de la pièce basilaire; *p.*, arcade chitinisée unissant les deux branches supérieures de la pièce basilaire; *v.*, pièce annexée à la pièce en *H*; *b.*, pièce supplémentaire du crochet buccal (le plancher du pharynx est ébauché en pointillé). $\times 240$; réduction $1/3$.

La durée du stade II est de 48 heures environ. Durant ce stade la taille de la larve s'est encore accrue et elle mesure avant la seconde mue de 3 mm. 5 à 4 millimètres.

c) *Stade III*. — La morphologie de la larve d'*A. pedestris* au stade III diffère peu de ce qu'elle était au stade II.

L'appareil respiratoire se compose d'une paire de stigmates prothoraciques et d'une paire de stigmates postérieurs. Chaque stigmate prothoracique (fig. 21) est situé à l'extrémité d'un tubercule stigmatifère digité, de teinte jaune et sur le côté duquel on distingue la trace du stigmate du stade II (*T*). Chacune des digitations correspond à une ramification trachéenne et porte un orifice stigma-

tique terminal. Le nombre des digitations n'est pas constant ; il varie d'un côté du corps à l'autre ; c'est ainsi, par exemple, que j'ai compté 8, 9, 7 digitations à droite, alors qu'il en existait parallèlement 9, 8, 6 à gauche. Chaque stigmate postérieur s'ouvre, à l'extrémité d'un tubercule de coloration dorée, par trois orifices, séparés les uns des autres, et dont la structure est analogue à celle qu'ils présentaient au stade II. La plaque stigmatique montre l'empreinte du stigmate du stade II (cicatrice externe) et sur son pourtour on remarque trois bouquets de poils élargis et trifurqués à leur extrémité.



Fig. 21. — *A. pedestris*. Stigmate prothoracique de la larve au stade III. *T.*, empreinte du stigmate du stade II. $\times 810$; réduction 1/3.

L'armure bucco-pharyngienne du stade III (fig. 22) diffère de celle du stade II par sa plus grande taille et par certains détails de structure. La pièce basilaire (*B*) présente un aspect analogue à celui qu'elle avait au stade II ; on remarque cependant que la baguette inférieure de chacune des apophyses antérieures (*a*) est courte et trapue ; de plus elle est unie à celle qui lui est symétrique par un arc chitinisé étroit. Sur le plancher du pharynx on distingue des crêtes longitudinales. On sait que celles-ci sont caractéristiques des larves saprophages des Diptères cyclorhaphes (KEILIN, 1915). La pièce intermédiaire (*II*) ne présente aucune modification importante par rapport à ce qu'elle était au stade II. Les crochets buccaux (*C*) sont courts, leur marge est inerme.

La durée du stade III est environ de trois jours, durant lesquels la taille de la larve s'est encore accrue et atteint 5 mm. 5 à 6 millimètres.

Lorsque la larve d'*A. pedestris* est parvenue au terme de sa croissance, elle abandonne la nourriture et se met à la recherche d'un emplacement propice à la pupaison. Au cours de cette recherche, elle vide son tube digestif ; elle apparaît alors d'un blanc opaque en raison de l'abondance du tissu adipeux qui s'est développé durant la vie larvaire. Les tubercules stigmatifères prennent une teinte de plus en plus foncée et finalement deviennent noirs. A un moment donné, la larve s'immobilise ; son segment cépha-

lique se rétracte et s'invagine dans les segments thoraciques, de telle sorte que les stigmates prothoraciques occupent l'extrémité antérieure du corps. Après un certain temps, la larve perd toute mobilité et devient une pupe. L'ensemble de ces phénomènes, qui constitue le stade prépupal, dure en moyenne de trois à cinq heures.

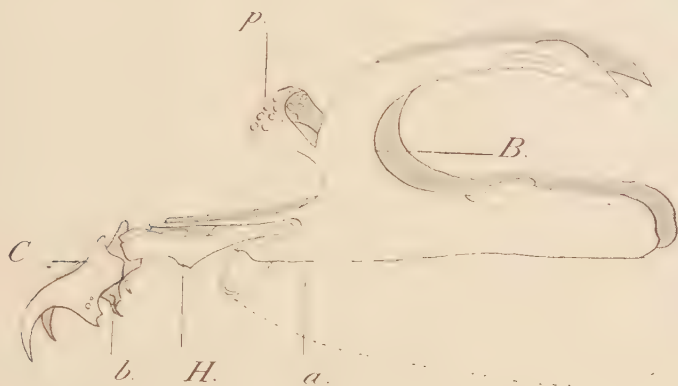


Fig. 22. — *A. pedestris*. Armure bucco-pharyngienne de la larve au stade III. *B.*, pièce basilaire ou pharyngienne; *H.*, pièce intermédiaire; *C.*, crochets buccaux; *a.*, apophyse antérieure de la pièce basilaire; *p.*, arcade chitinisée unissant les branches supérieures de la pièce basilaire; *b.*, pièce supplémentaire du crochet buccal (le plancher du pharynx est ébauché en pointillé). $\times 240$; réduction $1/3$.

7. — Pupe.

La pupe mesure environ 4 millimètres de longueur sur 1 mm. 5 de largeur; le *puparium* est formé par les téguments larvaires; ceux-ci sont d'abord blanchâtres; dans les quelques heures qui suivent la pupaison, ils prennent une teinte fauve, qui est définitive. L'extrémité antérieure de la pupe est tronquée et aplatie dans le sens dorso-ventral; chacun des angles de cette troncature est occupé par un stigmate prothoracique larvaire. Du côté ventral, la trace des segments abdominaux est marquée par la présence des séries de crochets caractérisant ces segments chez la larve. L'extrémité postérieure de la pupe est arrondie; la contraction des téguments détermine la formation de plis anastomosés irrégulièrement; du côté dorsal on remarque la présence des stigmates postérieurs de la larve.

A l'intérieur du *puparium*, la larve subit une série de transformations qui aboutissent à la formation de la nymphe. Grâce à la transparence du *puparium*, il est facile de suivre les principales étapes de cette évolution. Dans la journée qui suit la pupaison, on observe la disparition du système trachéen larvaire; le second jour est caractérisé par le rejet de l'armure buccale. Les jours qui suivent sont marqués par l'apparition progressive des contours de la nymphe et la pigmentation des yeux et des soies. L'éclosion de l'imago se fait le dixième jour de la nymphose et s'opère de la façon suivante. La région antérieure du *puparium* qui correspond au thorax larvaire se fend suivant une ligne marginale; puis une seconde fente se produit fréquemment à la limite du dernier segment thoracique et du premier segment abdominal. Un clapet est ainsi détaché et il en résulte une ouverture par laquelle sortira l'imago.

8. — Imago.

Les imagos qui viennent d'éclore ne sont pas colorés; ils ne prendront leur teinte définitive que 24 heures environ plus tard. Dans mon élevage la durée de la vie imaginale d'*A. pedestris* est en moyenne de 45 jours. Cependant, il n'est pas rare d'observer des individus dont la durée de vie excède de beaucoup ce temps moyen; certains exemplaires ont vécu durant trois et même plus de quatre mois.

Le tableau ci-contre résume les principales étapes du développement d'*A. pedestris*.

En résumé :

Apterina pedestris Meigen est un Diptère de petite taille caractérisé par son aptérisme; cette espèce a fait l'objet de nombreuses discussions de synonymie et les différents auteurs ne sont pas d'accord sur le nom générique qu'il convient de lui attribuer.

A. pedestris a été signalé en de nombreux points de l'Eurasie holartétique; son aire de distribution géographique est très étendue, mais toutefois elle ne dépasse pas vers le sud l'isotherme de $+ 20^{\circ}$.

L'étude de nombreux exemplaires de l'espèce m'a permis d'apporter certaines précisions à la description donnée par DUDA en 1923. En particulier, j'ai décrit l'armure génitale du mâle qui n'était pas encore connue.

Age en jours	Principales étapes du développement d' <i>A. pedestris</i>	
0	Ponte de l'œuf	Développement embryonnaire
1 ^{er}		
2 ^e	Eclosion de la larve	Stade larvaire I
3 ^e		
4 ^e	Mue I.	Stade larvaire II
5 ^e		
6 ^e	Mue II.	Stade larvaire III
7 ^e		
8 ^e	Stade prépupal.	Nymphose
9 ^e		
.		
.		
.		
19 ^e	Eclosion de l'imago	

La confrontation des dates et des conditions de capture de l'espèce, ainsi que l'examen des diverses stations où elle a été signalée, m'ont permis de définir son habitat et son mode de vie dans la nature. *A. pedestris* peut être considéré comme une espèce hygrophile, détritique et à eurythermie limitée.

La réussite d'une technique d'élevage basée sur ces conclusions m'a permis de décrire pour la première fois le cycle complet de cette espèce. J'ai constaté que l'accouplement est nécessaire pour déclencher la ponte normale; celle-ci se prolonge durant toute la vie de la femelle, c'est-à-dire en moyenne pendant 45 jours. L'œuf est caractérisé par la disposition particulière de son micropyle. La durée du développement embryonnaire est de deux jours environ pour une température de 18°.

La larve d'*A. pedestris*, comme toutes les larves de Diptère cyclorhapse, passe par trois stades, séparés par deux mues intercalaires. Chacun de ces stades est caractérisé par la morphologie de l'armure bucco-pharyngienne et la disposition de l'appareil respiratoire de la larve. La durée de la vie larvaire d'*A. pedestris*, pour une température de 18° environ, est de cinq à six jours; auxquels fait suite une période de nymphose de dix jours.

L'imago est caractérisé par sa longévité, la durée moyenne de la vie imaginale est, dans mon élevage, de 45 jours environ.

DEUXIÈME PARTIE

ESSAI GÉNÉTIQUE

CHAPITRE PREMIER

MUTATION ALAIRE

1. — Hérité des variations alaires chez les Insectes.

Le polymorphisme alaire chez les Ptérygotes est un fait actuellement bien connu et dont on peut citer de nombreux exemples. Les uns montrent que dans une espèce représentée par des formes normalement ailées il peut apparaître des individus dépourvus d'ailes ; les autres révèlent qu'une espèce considérée comme aptère peut renfermer des exemplaires ailés. Déjà en 1836 LEPELETIER DE SAINT-FARGEAU écrivait dans son *Histoire Naturelle des Hyménoptères* : « Une « disposition remarquable des espèces aptères, c'est de se montrer « quelquefois pourvues d'ailes. On en a déjà cité des exemples dans « quelques genres d'Hémiptères. M. WESTWOOD, de son côté, cite « une espèce de Chalcidites, le *Choreion ineptus* (*Encyrtus ineptus* « Dalman), qui, bien qu'ordinairement dépourvu d'ailes, s'est « montré à lui en grande quantité avec des ailes pendant l'automne « chaud de 1835 ». L'observation assez fréquente de variations alaires a incité un certain nombre de chercheurs à en entreprendre l'étude génétique. Les recherches ont porté sur des Insectes appartenant à des groupes divers : Hémiptères, Coléoptères, Lépidoptères, Hyménoptères, Diptères.

Les modalités de la transmission du polymorphisme alaire chez plusieurs espèces d'Hémiptères aquatiques ont été étudiées par POISSON (1924). Pour lui la variation de la taille des ailes est liée à un facteur héréditaire dominant, qui conditionne, selon les espèces étudiées, l'aptérisme ou le microptérisme.

Au cours de recherches sur le coléoptère *Bruchus quadrimaculatus* Fabr., BREITENBECHER (1925) observa dans ses élevages l'apparition de formes entièrement dépourvues d'ailes. L'étude de cette variation lui a montré qu'il s'agissait d'une mutation ne se manifestant que chez les femelles. Le croisement ♀ aptère par ♂ ailé a donné une génération F¹, constituée d'individus qui étaient tous ailés; la génération F² comporte des femelles ailées et des femelles aptères; les mâles sont tous ailés. Aussi l'auteur admet que : « ... apterous, is a recessive trait seen only in the female ».

D. J. JACKSON (1928) a étudié la transmission des caractères « longues ailes » et « ailes réduites » chez le coléoptère *Sitona hispidula* Fabr.. Les résultats de ses élevages lui ont permis de conclure que le caractère « ailes réduites » se comportait comme un caractère mendélien simple et dominant. En effet les croisements *inter-se* des hybrides (longues ailes $\times$ ailes réduites) donnent une descendance, dans laquelle on constate une disjonction suivant la proportion classique de trois individus à ailes réduites pour un individu à ailes longues.

WHITING (1926) a fait porter ses recherches sur l'étude de l'hérédité d'une variation alaire présentée par l'hyménoptère *Habrobracon juglandis* Ash.. Cette variation est caractérisée par un raccourcissement des ailes avec fusion des nervures. L'étude des générations, qu'il a obtenues par l'élevage, lui a montré qu'il s'agissait d'une mutation « recessive or nearly so » et de plus liée au sexe. Chez une autre espèce d'hyménoptère, *Biorhiza pallida* Ol., le déterminisme de l'aptérisme relèverait également, d'après PICARD (1931), d'un processus héréditaire.

Les Diptères constituent un matériel de choix qui a été largement utilisé pour des recherches de Génétique relatives à l'étude de mutations alaires; certaines de ces mutations portent sur un détail de la morphologie de l'aile, qui est sans rapport avec la taille de celle-ci. Dans cet ordre d'idées je citerai les travaux de : PAINTER (1917) sur *Piophila casei* L., METZ (1927) sur *Sciara coprophila* Lint., TURNER (1931) sur *Leptocera fontinalis* Fal..

Plus variées et plus complètes sont les observations de MORGAN et de ses Collaborateurs (1925), qui ont décrit, chez *Drosophila melanogaster* Meig., un grand nombre de mutations des ailes intéressant leur nervation, leur texture, leur position par rapport au corps, leur forme et leurs dimensions. Les variations relatives à la taille

des ailes ont retenu plus particulièrement mon attention, en raison de l'analogie qu'elles présentent avec des faits de même ordre que j'ai été à même de constater au cours de mes élevages d'*A. pedestris*. La taille des ailes de *Drosophila* est sujette à des variations importantes; en effet, outre la forme normale à ailes bien développées, on connaît des formes aptères ou à moignons alaires plus ou moins réduits. Le comportement génétique d'une mutation aptère (apterous) a été étudié par METZ (1914). Cet auteur a reconnu que le croisement initial, ailé par aptère, donne approximativement à la génération F^2 : 3 ailés pour 1 aptère, soit la proportion mendélienne classique. La mutation « apterous » est donc conditionnée par un facteur mendélien simple et récessif. Les croisements entre les mutants aptères ont toujours été stériles et METZ n'a jamais pu différencier les homozygotes ailés des hétérozygotes ailés.

Il existe encore chez la *Drosophile* d'autres mutations qui influent plus ou moins sur la taille des ailes; parmi celles-ci, il en est qui sont liées au sexe; telle est, par exemple, la mutation « miniature ». Chez les mutants « miniature », les ailes sont de forme normale, mais leur longueur et leur largeur sont proportionnellement réduites. La mutation « rudimentary » est caractérisée par des ailes élargies et très courtes, avec une nervation incomplète; chez le mutant « vestigial », les ailes sont réduites à des moignons dont la taille varie suivant les individus. Toutes ces mutations intéressant les dimensions de l'aile de *D. melanogaster* sont récessives vis-à-vis de l'état normal ailé. Nous verrons par la suite que chez *A. pedestris*, contrairement à ce qui existe pour la *Drosophile*, la réduction des ailes à l'état de moignons correspond à l'état normal; elle est conditionnée par un facteur dominant, le facteur qui régit l'apparition, chez certains mutants, d'ailes bien développées.

2. — Mutation alaire chez *A. pedestris*.

Les exemplaires d'*A. pedestris*, ayant servi de point de départ à mon élevage, ont été récoltés au début du mois de janvier 1936; tous répondaient par leurs caractères morphologiques à la description classique des auteurs. Les Insectes furent tous réunis dans un seul bocal où ils ne tardèrent pas à s'accoupler, me donnant assez rapidement un grand nombre de descendants. Parmi ceux-ci, le 6 février

suivant, j'ai observé la présence d'un mâle dont les ailes recouvraient en partie l'abdomen. Dans les jours qui suivirent, apparurent d'autres individus à ailes bien développées. Celles-ci dépassaient plus ou moins l'abdomen sur lequel elles reposaient horizontalement



Fig. 23. — *A. pedestris*. Silhouette. I., type microptère ;
II., type macroptère. $\times 22$; réduction $1/2$.

en se recouvrant l'une l'autre ; ce recouvrement est indifféremment dextre ou senestre. Il importe de noter, dès maintenant, que la longueur des ailes variait suivant les individus ; si chez certains exemplaires elles dépassaient largement l'abdomen, chez d'autres elles étaient plus courtes. Toutefois, quelle que fût la longueur des ailes, celles-ci étaient toujours plus longues que chez la forme type, où, comme on le sait, elles dépassent à peine la pointe du *scutellum*.

J'ai qualifié « macroptères » les individus ailés et « microptères » les individus correspondant au type normal (GUIBÉ, 1936). La figure 23 permet de comparer ces deux types.

Je me suis proposé de rechercher si cette forme macroptère correspondait à une mutation ou à une somation et dans ce but j'ai réalisé les croisements suivants :

a) Couples formés de macroptères ;

b) Couples formés de microptères.

a) *Lignée macroptère*. — L'isolement d'une lignée macroptère s'est fait très rapidement. En effet, les couples de macroptères m'ont donné dans tous les cas une descendance dont tous les individus sont semblables à leurs parents. Le macroptérisme se maintient dans toutes les générations, F^2 , F^3 , F^4 , issues de F^1 par croisement *inter-se*. A titre d'exemple, j'ai consigné sur le tableau I les résultats fournis par l'étude de la descendance d'un couple macroptère jusqu'à la génération F^4 .

TABLEAU I. — *Croisements de macroptères par macroptères.*

	Couples	Descendance
P	N° 6 : ♂ macroptère × ♀ macroptère	40 macroptères
F^1	N° 9 et n° 43	55 macroptères
F^2	N° 63 et n° 71	26 macroptères
F^3	N° 86	41 macroptères
F^4	N° 136, n° 143 et n° 171	304 macroptères
	Total	466 macroptères

Ainsi, à partir de couples formés de macroptères, j'ai obtenu d'emblée une lignée macroptère, qui jusqu'à ce jour m'a donné 6.024 individus. Cependant, il convient de signaler que la longueur des ailes des individus de cette lignée n'est pas d'une fixité absolue ; elle est susceptible de légères variations.

b) *Lignée microptère*. — L'isolement de la lignée microptère a été moins rapide que celui de la lignée macroptère. Néanmoins un certain nombre de couples formés de microptères provenant de la souche sauvage m'ont donné une descendance uniquement microptère ; pour deux d'entre eux, les nos 38 et 40, la descendance,

suivie jusqu'à la génération F³, a donné un total de 708 individus microptères (tableau II).

TABLEAU II. — *Croisements de microptères par microptères.*

	Couples	Descendance
P	N° 38 : ♂ microptère × ♀ microptère	30 microptères
F ¹	N° 60	76 microptères
F ²	N° 84 et n° 85	125 microptères
F ³	N° 127, n° 128, n° 134, n° 169	153 microptères
	Total	384 microptères
P	N° 40 : ♂ microptère × ♀ microptère	7 microptères
F ¹	N° 64, n° 65, n° 72	47 microptères
F ²	N° 82, n° 90, n° 98, n° 108, n° 117	189 microptères
F ³	N° 148 et n° 160	81 microptères
	Total	324 microptères
Total général : 324 + 384 = 708		

La lignée microptère comporte actuellement 2.151 individus.

Les caractères macroptères et microptères sont donc héréditaires. Si l'on considère la forme microptère d'*A. pedestris* comme réalisant le type normal de l'espèce, la forme macroptère correspond à une mutation. Reste à rechercher comment se comportent ces deux caractères l'un par rapport à l'autre. A cet effet, j'ai réalisé des croisements entre microptères et macroptères.

c) *La mutation macroptère est mendélienne.* — Les conjoints des couples formés d'un microptère et d'un macroptère ont été prélevés dans les deux lignées précédentes, et je fais remarquer dès maintenant qu'il importe peu que le mâle soit microptère et la femelle macroptère ou vice versa. A la génération F¹ la descendance de ces couples est exclusivement constituée par des individus microptères. A titre d'exemple, j'ai consigné sur le tableau III les résultats qui m'ont été fournis par quelques couples correspondant à ce type de croisement.

TABLEAU III. — *Croisements de microptères par macroptères.*

Couples		Descendance : F ¹
N° 58	{ ♂ microptère éclos au N° 38 ♀ macroptère éclore au N° 9	63 microptères
N° 73	{ ♂ microptère éclos au N° 38 ♀ macroptère éclore au N° 43	70 microptères
N° 121	{ ♂ macroptère éclos au N° 43 ♀ microptère éclore au N° 60	29 microptères
N° 122	{ ♂ macroptère éclos au N° 71 ♀ microptère éclore au N° 82	68 microptères
N° 123	{ ♂ macroptère éclos au N° 71 ♀ microptère éclore au N° 84	83 microptères
N° 145	{ ♂ macroptère éclos au N° 68 ♀ microptère éclore au N° 82	66 microptères
N° 150	{ ♂ macroptère éclos au N° 86 ♀ microptère éclore au N° 82	58 microptères
Total		437 microptères

Actuellement, j'ai obtenu 2.083 individus constituant la génération F¹ des croisements entre un microptère et un macroptère. La disparition du caractère macroptère dans cette génération montre que le macroptérisme est récessif par rapport au microptérisme. Les individus qui constituent F¹ sont des hétérozygotes ; mais, pour un observateur non averti, il est impossible au premier abord de les différencier des formes microptères homozygotes.

L'étude de la génération F² issue des individus qui composent F¹ nous révèle un phénomène de disjonction qui se manifeste selon la proportion mendélienne. Le tableau IV correspond à deux exemples de cette disjonction des caractères macroptère et microptère. Le couple n° 58, dont les deux conjoints sont issus respectivement, le mâle de la lignée microptère et la femelle de la lignée macroptère, m'a donné à la génération F¹ 63 individus microptères (voir tableau III, *supra*). Parmi ceux-ci, certains ont été croisés entre eux et ont formé les couples n°s : 74, 76, 78, 83, qui m'ont donné une génération F² comprenant 215 descendants, parmi lesquels on compte : 173 microptères et 42 macroptères. Il en est de même

pour le couple n° 73, dont la génération F² comprend 740 individus : 577 microptères et 163 macroptères. Ces résultats sont très voisins de la proportion mendélienne classique ; en effet, les nombres mendéliens théoriques seraient pour la descendance du couple n° 58 de 162 microptères et de 53 macroptères ; pour celle du couple n° 73 de 555 microptères et 185 macroptères.

TABLEAU IV. — Croisements de microptères hétérozygotes entre eux.

P Couples	F ¹ Couples microptères hétérozygotes	F ²		
		Total	Microptères	Macroptères
N° 58 { ♂ microptère ♀ macroptère	N° 74	59	50	9
	N° 76	6	4	2
	N° 78	120	97	23
	N° 83	30	22	8
	Total	215	173	42
N° 73 { ♂ microptère ♀ macroptère	N° 92	93	79	14
	N° 97	51	40	11
	N° 100	211	166	45
	N° 103	21	14	7
	N° 104	40	29	11
	N° 105	37	29	8
	N° 106	29	22	7
	N° 109	12	9	3
	N° 110	130	106	24
	N° 111	78	56	22
	N° 157	13	8	5
	N° 159	25	19	6
Total		740	577	163
Total général		955	750	205

Jusqu'à ce jour les croisements d'individus hétérozygotes entre eux m'ont donné 2.365 descendants, qui se répartissent de la façon suivante : 1.796 microptères et 569 macroptères ; théoriquement j'aurais dû avoir 1.774 microptères et 591 macroptères. La différence entre les nombres théoriques et les résultats expérimentaux est donc très faible.

Si l'on attribue le symbole « A » (première lettre du mot aptère) au microptérisme, « A » est dominant sur son allélomorphe « a », symbole du macroptérisme. Les individus qui composent F¹ sont

des hétérozygotes et ont pour formule génétique « Aa ». Je considère donc la mutation macroptère comme une mutation mendélienne.

d) *Croisements de vérification.* — Ces résultats ont été confirmés par les croisements de vérification suivants, aussi appelés croisements de retour :

I. $Aa \times aa$ (microptère hétérozygote par macroptère).

La descendance théorique de couples formés par un microptère hétérozygote et un macroptère est constituée par un mélange de formes macroptères et microptères en nombre égal. Le tableau V donne quelques exemples correspondant à ce type de croisement.

TABLEAU V. — *Croisements de microptères hétérozygotes par macroptères.*

Couples	Descendance : F ¹		
	Total	Microptères	Macroptères
N° 101 { ♂ microptère (N° 73) ♀ macroptère (N° 71)	116	61	55
N° 152 { ♂ macroptère (N° 86) ♀ microptère (N° 92)	29	15	14
N° 155 { ♂ macroptère (N° 86) ♀ microptère (N° 73)	62	33	29
N° 176 { ♂ macroptère (N° 86) ♀ microptère (N° 73)	130	75	55
N° 183 { ♂ macroptère (N° 86) ♀ microptère (N° 83)	69	38	31
N° 195 { ♂ macroptère (N° 136) ♀ microptère (N° 109)	21	12	9
N° 208 { ♂ macroptère (N° 143) ♀ microptère (N° 145)	42	20	22
N° 210 { ♂ microptère (N° 145) ♀ macroptère (N° 143)	39	23	16
Total	508	277	231

Au cours de mes élevages, j'ai obtenu 745 individus, dont 387 microptères et 358 macroptères.

II. $Aa \times AA$ (microptère hétérozygote par microptère homozygote).

Ces croisements donnent théoriquement 50 o/o d'individus homozygotes microptères et 50 o/o d'individus hétérozygotes microptères ; la descendance sera donc exclusivement du type microptère, ainsi que je l'ai constaté au cours de mes recherches (tableau VI).

TABLEAU VI. — Croisements de microptères homozygotes par microptères hétérozygotes.

Couples		Descendance : F ¹
N° 108	♂ microptère éclos au N° 65 ♀ microptère éclore au N° 73	85 microptères
N° 118	♂ microptère éclos au N° 65 ♀ microptère éclore au N° 73	41 microptères
N° 120	♂ microptère éclos au N° 65 ♀ microptère éclore au N° 73	117 microptères
Total		243 microptères

La variation à ailes longues apparue dans mes élevages d'*A. pedestris* correspond à une mutation, que j'appelle « macroptère ». Cette mutation est conditionnée par un facteur mendélien simple et récessif.

3. — La forme macroptère d'*A. pedestris* a-t-elle été trouvée dans la nature ?

Les premiers exemplaires d'*A. pedestris* que j'ai trouvés dans la nature ayant été mis en élevage le 4 janvier 1936, c'est le 6 février suivant que j'ai constaté pour la première fois la présence d'un mâle macroptère. Il s'est donc écoulé un temps relativement court entre le début de mes élevages et l'apparition du premier individu macroptère. Si l'on se reporte au tableau relatif aux principales étapes du développement d'*A. pedestris* (p. 39), on constate que cet

espace de temps correspond à celui qui est requis pour le développement d'une génération. Dans les jours qui ont suivi, l'apparition des individus macroptères s'est faite d'une façon continue en rapport avec l'éclosion des générations successives. Dans ces conditions, il y a peu de chances pour que la mutation macroptère ait été déterminée par le changement des conditions de milieu et soit apparue brusquement dans mon élevage. En effet, s'il en était ainsi, à moins de supposer une répétition des causes déterminant la mutation, l'apparition de nouvelles formes macroptères aurait eu pour origine le croisement du mâle éclos le 6 février avec des femelles de la population sauvage. Mais alors, ce n'est qu'à la génération F^2 , par suite de la disjonction mendélienne, que le macroptérisme se serait à nouveau manifesté, tandis qu'à la génération F^1 , en raison de la dominance du microptérisme, le macroptérisme ne se serait pas exprimé. Je n'ai pas constaté un tel arrêt dans l'apparition des formes macroptères, dont des éclosions ont été observées pour toutes les générations à partir du 6 février.

Il est donc logique d'admettre que des microptères hétérozygotes existent dans la nature et que des croisements favorables entre eux peuvent faire apparaître la mutation macroptère, comme je l'ai observé dans mes élevages. Mais, le macroptérisme étant récessif, il faut des croisements tout à fait exceptionnels pour le conserver. De plus, la forme macroptère d'*A. pedestris* paraît beaucoup moins bien adaptée au genre de vie de l'espèce. En effet, j'ai constaté très souvent, au cours de mes élevages, la mort des individus macroptères qui s'engluaient par les ailes dans la nourriture; ces accidents doivent aussi exister dans la nature; ils sont une cause de plus expliquant pourquoi la forme macroptère d'*A. pedestris* n'a pas encore été signalée.

Enfin, lors de l'isolement de la lignée microptère, j'ai eu l'occasion de constater que les couples de cette forme se comportaient très différemment. En effet, tandis que certains donnaient des microptères purs, d'autres présentaient dans leur descendance un mélange de formes microptères et macroptères, comme le montrent les quelques exemples consignés sur le tableau VII.

TABEAU VII

Couples	Descendance : F ¹		
	Total	Microptères	Macroptères
N° 5	92	66	26
N° 17	23	17	6
N° 35	17	13	4
N° 37	23	17	6
Total . . .	155	113	42

De même, certains croisements entre un microptère et un macroptère provenant de ma population sauvage ont donné une descendance, dans laquelle apparaissaient à la fois des individus macroptères et des individus microptères (tableau VIII), alors qu'ils auraient dû donner uniquement des microptères.

TABEAU VIII

Couples	Descendance : F ¹		
	Total	Microptères	Macroptères
N° 2	19	11	8
N° 3	29	20	9
N° 4	11	5	6
N° 10	9	4	5
N° 36	9	3	6
Total . . .	77	43	34

Les données fournies par l'étude génétique de la mutation alaire d'*A. pedestris* permettent d'expliquer ces résultats. Les couples formés de microptères, dont la descendance présente un mélange de microptères et de macroptères (tableau VII), correspondent au croisement de deux individus hétérozygotes. Nous avons vu que la formule génétique de tels individus était « Aa ». Leur croisement doit par suite donner les résultats suivants :

$$Aa \times Aa \left\{ \begin{array}{l} AA \\ Aa \\ Aa \\ aa \end{array} \right.$$

soit la proportion mendélienne classique de 3 microptères (AA, Aa, Aa) pour 1 macroptère (aa). Or j'ai obtenu expérimentalement pour 155 descendants : 113 microptères et 42 macroptères, alors que les nombres théoriques sont, pour 156 descendants : 117 microptères et 39 macroptères. Nous sommes donc bien en présence d'une disjonction mendélienne; les couples doivent être considérés comme étant constitués par deux conjoints hétérozygotes.

Les couples formés d'un microptère et d'un macroptère, dont la descendance présente un mélange de microptères et de macroptères (tableau VIII), correspondent vraisemblablement au croisement d'un hétérozygote avec un récessif. La formule génétique de chacun d'eux étant respectivement « Aa » et « aa », leur croisement donne :

$$Aa \times aa \left\{ \begin{array}{l} Aa \\ Aa \\ aa \\ aa \end{array} \right.$$

soit 2 microptères hétérozygotes (Aa) et 2 macroptères (aa). Pour 77 descendants, j'ai obtenu 43 microptères et 34 macroptères, alors que théoriquement j'aurais dû obtenir 39 individus de chaque forme.

Il me paraît donc vraisemblable d'admettre que des individus hétérozygotes d'*A. pedestris* existent dans la nature. Grâce à des circonstances particulières réalisées cette année, j'ai pu vérifier le bien-fondé de cette hypothèse. En effet, le 26 janvier 1939, j'ai récolté dans la station de la prairie de Caen et dans des conditions identiques à celles qui avaient été réalisées, en 1936, lors de mes premières captures, 19 exemplaires d'*A. pedestris* (7 ♂ et 12 ♀), que j'ai aussitôt croisés avec des formes macroptères provenant de ma lignée sélectionnée. Parmi les couples ainsi constitués, deux d'entre eux ont donné naissance à des individus macroptères. Le couple S³, formé par une femelle sauvage croisée avec un mâle macroptère, a donné 590 descendants, parmi lesquels 169 macroptères; de même, le couple S¹⁶ de constitution identique m'a également donné 241 descendants, dont 42 macroptères. L'apparition d'individus macroptères dans la descendance de couples formés par des individus sauvages, croisés avec des formes récessives de la lignée sélectionnée, prouve donc qu'il existe des Aptérines hétéro-

zygotes dans la nature et que la capture de la forme macroptère est possible. Si la proportion mendélienne ne se retrouve pas ici, c'est que vraisemblablement les femelles ont pu être fécondées par des mâles sauvages avant leur capture.

La différence d'aspect entre les formes microptères et macroptères d'*A. pedestris* est telle que l'on peut se demander si ces dernières n'ont pas déjà été trouvées dans la nature et décrites sous un autre nom. Pour cela, j'examinerai les caractères propres à la forme macroptère, en les comparant à ceux dont se servent les auteurs pour établir leurs clés de détermination, en particulier ceux qui sont utilisés par SÉGUY dans son travail de la Faune de France (1934).

La disposition de la nervation, la structure du second article des antennes qui ne présente pas de fente longitudinale, la position des stigmates sur la membrane conjonctive autorisent à ranger ce diptère dans la famille des *Cypselidæ* (*Sphaeroceridæ*).

Au point de vue générique, on constate que la cinquième nervure longitudinale n'atteint pas la marge de l'aile, qu'il existe une nervure anale et que le *scutellum* porte des macrochètes marginaux; ces caractères permettent d'attribuer cette forme au genre *Cypsela*.

Parmi les nombreuses espèces que renferme le genre *Cypsela*, en est-il une qui corresponde à la forme macroptère d'*A. pedestris*? La longueur des ailes qui dépassent largement l'abdomen permet d'éliminer d'emblée *Apterina* (*Cypsela*) *pedestris*. La présence d'une longue soie génale, située près de la vibrisse, rétrécit le champ de nos recherches aux espèces suivantes : *pallifrons*, *nigra*, *glacialis*, *suillorum*, *nitida* et *Roserii*. Parmi celles-ci, l'absence de soies verticales postérieures fait rejeter *pallifrons*. La forme ailée, dont nous avons entrepris la détermination, présente bien une quatrième nervure longitudinale, dont la troisième section est plus longue que la quatrième, caractère commun aux cinq dernières espèces; mais elle en diffère par l'absence de trois à six macrochètes antéro-externe sur le tibia II. Il est donc impossible d'aboutir à un résultat; il en est de même si l'on se sert d'autres clés. La forme macroptère d'*A. pedestris* n'a pas encore été mentionnée à ma connaissance. Cependant, comme sa capture peut se produire, je propose de modifier le tableau de détermination donné par SÉGUY de la façon suivante :

1. (2) Ailes beaucoup plus courtes que l'abdomen, parfois réduites à des moignons. Une ou deux soies génales. Tibia II avec un seul macrochète subapical externe. Pas de soies verticales postérieures.

Apterina (Cypsela) pedestris.

2. (1) Ailes aussi longues ou plus longues que l'abdomen.

3. (14) Une ou deux longues soies génales près de la vibrisse.

4. (5) Une paire de soies verticales postérieures. Tibia II sans soies externes sauf à l'extrémité. Face parfois jaune.

Cypsela pallifrons.

5. (4) Pas de soies verticales postérieures. Aile : nervure 4 : troisième section plus longue que la quatrième.

5'. (5'') Tibia II avec un seul macrochète subapical externe.

Apterina (Cypsela) pedestris.

5''. (6) Tibia II avec une rangée de 3 à 6 macrochètes antéro-externes.

4. — Etude de quelques anomalies observées au cours des croisements.

Certains couples macroptères m'ont donné dans leur descendance des individus dont les ailes étaient moins développées que celles de leurs parents. Celles-ci recouvraient plus ou moins les tergites de l'abdomen, mais n'atteignaient pas son extrémité. Cette variation de la longueur s'accompagne d'une variation de la forme : les ailes de ces individus sont extrêmement polymorphes et il est impossible de définir un type morphologique. Il arrive même que les deux ailes d'un exemplaire sont dissemblables. Les Aptérines présentant ce raccourcissement des ailes sont le plus souvent d'une taille inférieure à celle des macroptères normaux : ils correspondent aux formes que j'ai appelées « brachyptères » (GUIBÉ, 1936).

J'ai observé l'apparition des brachyptères, non seulement dans la descendance de couples macroptères, mais encore dans celle de couples microptères donnant naissance, par disjonction mendélienne, à des macroptères.

Comme je l'ai signalé au début de ce chapitre, parmi les premiers individus ailés éclos dans mon élevage, un certain nombre présentaient déjà ce caractère brachyptère. Je me suis demandé si cette variation était héréditaire ; à cet effet, j'ai constitué un cer-

tain nombre de couples de conjoints brachyptères. Dans tous les cas, ces croisements ont fourni une descendance formée de macroptères normaux.

Des observations analogues ont été faites chez la *Drosophile*, où l'étude de deux mutations intéressant la taille de l'aile (vestigial et antlered) a montré que celle-ci était de longueur variable suivant les individus.

La comparaison des faits constatés au cours de l'élevage d'*A. pedestris* avec ceux qui ont été signalés chez *D. melanogaster* permet donc d'admettre que l'apparition sporadique de formes brachyptères dans la descendance de certains couples macroptères est liée sans doute à l'influence des facteurs du milieu. C'est également l'avis de GUYÉNOT (1930), qui pense que les variations d'intensité caractérisant certaines mutations de l'aile de *Drosophila* sont dues, « pour une part, aux conditions extérieures ».

La descendance de certains couples macroptères présente parfois une seconde anomalie. Quelques individus sont caractérisés par le port particulier de leurs ailes; celles-ci, au lieu de reposer sur les tergites de l'abdomen, sont plus ou moins divergentes par rapport à l'axe du corps et inclinées vers le bas. Cette disposition des ailes intéresse, suivant les individus, soit les deux ailes, soit une seule. Cette anomalie est aussi connue chez la *Drosophile*, où elle est le fait de certaines mutations : « spread », « extended », « divergent ». Cette position des ailes accompagne d'autres mutations alaires de *D. melanogaster* (delta *b*, dichæte, vestigial, miniature). Il ne m'a pas été possible de déterminer d'une façon exacte les conditions d'apparition de tels individus dans mes élevages. Afin d'établir si je me trouvais en présence d'une nouvelle mutation, j'ai fait les croisements suivants :

Couple n° 201 : ♂ *aa* divergent $\times$ ♀ *aa* divergente.

Ces deux conjoints présentaient l'aile gauche divergente. Parmi leur descendance, comprenant 248 exemplaires (119 ♂ et 129 ♀), j'ai compté 7 individus à ailes divergentes :

4 ♂, aile droite divergente.

1 ♂, aile gauche divergente.

2 ♀, aile droite divergente.

Couple n° 204 : ♂ *aa* divergent $\times$ ♀ *aa* divergente.

Les deux conjoints de ce croisement avaient les deux ailes diver-

gentes. Ils m'ont donné 155 descendants (80 ♂ et 75 ♀) ; aucun n'a présenté la variation parentale.

Couple n° 205 : ♂ *aa* divergent $\times$ ♀ *aa* divergente.

Le mâle est divergent bilatéralement, alors que la femelle ne présente ce caractère que pour l'aile gauche. La descendance de 100 individus (63 ♂ et 37 ♀) comprenait 22 exemplaires divergents :

4 ♂, les deux ailes divergentes.

4 ♂, aile gauche divergente.

5 ♂, aile droite divergente.

3 ♀, les deux ailes divergentes.

2 ♀, aile gauche divergente.

4 ♀, aile droite divergente.

En présence de ces résultats, il est encore prématuré de chercher à donner une explication de cette anomalie. Jusqu'ici sa transmission héréditaire ne paraît pas concorder avec les lois de Mendel ; rien ne prouve cependant qu'elle ne soit pas héréditaire. En effet, il existe des variations qui ne sont pas mendéliennes, mais dont la nature héréditaire semble ne pas pouvoir être mise en doute.

Ces faits peuvent encore être rapprochés des résultats obtenus par COUSIN (1938) au cours de ses recherches sur la néoténie chez *Gryllus campestris* L.. L'apparition des formes néoténiques chez cette espèce est « l'expression d'un déséquilibre interne, qui a pour « conséquence initiale l'action de certains facteurs externes ».

La position divergente des ailes chez *A. pedestris* est-elle due à une mutation analogue à celle décrite par L'HÉRITIER et TEISSIER (1937, 1938), ou bien correspond-t-elle à une variation somatique liée à l'influence de facteurs externes ? Les recherches que j'ai entreprises en vue de résoudre cette alternative ne m'ont pas encore permis de conclure. De toute façon, si actuellement l'interprétation et le déterminisme des anomalies qui caractérisent certains individus macroptères d'*A. pedestris* ne peuvent être expliqués, leur existence ne modifie en rien les résultats auxquels je suis parvenu au cours de l'étude de la variation macroptère présentée par cette espèce.

CHAPITRE II

ÉTUDE COMPARÉE DES TYPES : MACROPTÈRE, MICROPTÈRE HOMOZYGOTE ET MICROPTÈRE HÉTÉROZYGOTE D'*A. PEDESTRIS*

L'isolement de la mutation macroptère d'*A. pedestris* m'a permis de constituer un élevage comprenant trois types génétiquement distincts : 1° un type microptère homozygote, 2° un type macroptère homozygote et 3° un type microptère hétérozygote, résultant du croisement des macroptères et des microptères entre eux. Au point de vue phénotypique, il est facile de différencier les macroptères et les microptères homozygotes en raison des différences morphologiques présentées par les ailes. Mais, indépendamment du caractère alaire, ces deux types présentent-ils d'autres différences? De même, est-il possible de distinguer phénotypiquement les formes microptères homozygotes des microptères hétérozygotes. Telles sont les deux questions que je me propose d'étudier dans le présent chapitre.

1. — Etude comparée des types macroptère et microptère homozygote.

a) *Longueur du corps.* — J'ai mesuré la longueur du corps de 100 exemplaires (50 ♂ et 50 ♀) de chacun des deux types. Les résultats que j'ai obtenus montrent que la longueur du corps, mesurée entre deux plans parallèles tangents l'un à la face l'autre à l'extrémité de l'abdomen, est comprise pour les macroptères entre 3 mm. 3 et 3 mm. 9; le maximum de fréquence s'observe à 3 mm. 5 pour les femelles (16 individus sur 50), et à 3 mm. 7 pour les mâles (16 individus sur 50). Ces derniers sont donc légèrement plus grands que les femelles. La taille des microptères varie entre 3 millimètres et 3 mm. 9, avec une fréquence maxima à 3 mm. 5

pour les femelles (13 individus sur 50), et de 3 mm. 4 et 3 mm. 5 pour les mâles (20 individus sur 50). Il n'existe donc aucune différence marquée dans la longueur du corps entre les types homozygotes microptères et macroptères; cependant on peut noter qu'au premier coup d'œil ces derniers apparaissent plus grands qu'ils ne sont en réalité en raison du développement de leurs ailes.

b) *Dimensions et forme du thorax.* — Les dimensions du thorax sont caractérisées par de légères différences entre les deux types considérés. Les mensurations du thorax des macroptères et des microptères ont été faites sur des exemplaires ayant même longueur du corps, et de la façon suivante : la longueur est calculée entre deux perpendiculaires passant l'une par le cou, l'autre par la pointe du *scutellum*; la largeur est prise entre les soies notopleurales antérieures. Dans ces conditions, j'ai noté les dimensions moyennes suivantes, exprimées en millimètres (tableau IX) :

TABLEAU IX. — *Dimensions moyennes du thorax des macroptères et des microptères homozygotes.*

	Macroptères	Microptères
Longueur.	1,28	1,04
Largeur	0,91	0,74

On voit donc que le thorax des individus macroptères est plus long et plus large en moyenne que celui des microptères; ces différences de taille s'accompagnent d'une modification de la forme. Sur une vue de profil, le thorax des microptères apparaît peu bombé, parfois même il est déprimé en son centre. Vus par la face dorsale (fig. 24 A), les bords latéraux du thorax sont sensiblement parallèles. Chez les macroptères au contraire (fig. 24 B), le thorax est nettement bombé; ses bords latéraux s'élargissent en arrière et décrivent une courbe accusée pour venir se raccorder à la base du *scutellum*. On verra par la suite que ces variations de forme sont en rapport avec des modifications internes intéressant le développement de la musculature du vol. Des faits analogues ont été déjà décrits par JACKSON (1928) dans les deux types brachyptères et macroptères de *Sitona hispidula* F.

c) *Chétotaxie*. — L'étude comparée de la chétotaxie des microptères et des macroptères montre que pour chacun de ces deux types le nombre des soies présente de la variation, mais que, suivant les soies considérées, la fréquence de ces variations n'est pas constante et ne peut constituer une caractéristique.

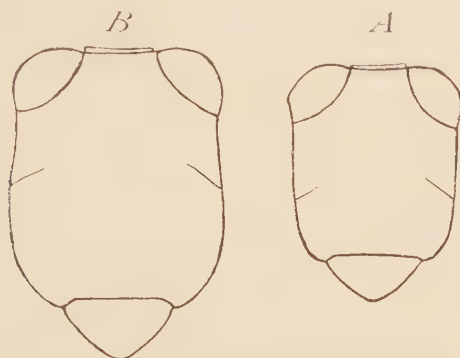


Fig. 24. — *A. pedestris*. Face dorsale du thorax. A., type microptère : B., type macroptère. $\times 40$; réduction $1/4$.

Les variations des soies céphaliques sont rares et portent principalement sur les soies orbitales inférieures. Comme le montre l'examen du tableau X, elles sont sensiblement les mêmes chez les microptères et les macroptères.

TABLEAU X. — *Variations des soies orbitales inférieures chez les macroptères et les microptères.*

	Macroptères	Microptères
2 orbitales inf. de chaque côté .	98 o/o	98 o/o
3 » » » .	1 o/o	0,33 o/o
3 orbitales inf. d'un seul côté .	1 o/o	1 o/o
1 » » » .		0,66 o/o

Je dois noter cependant que j'ai constaté une variation du nombre des soies verticales internes chez les macroptères. En effet, alors que 98,33 o/o présentaient la disposition normale (une soie de chaque côté), chez 0,33 o/o ces soies étaient dédoublées des deux côtés, et chez 1,33 o/o d'un seul côté.

Les soies thoraciques qui m'ont montré de la variation sont : les notopleurales antérieures, les présuturales et les scutellaires.

La fréquence des modifications des soies notopleurales antérieures est beaucoup plus accusée chez les macroptères que chez les microptères. Alors que pour ces derniers le dédoublement unilatéral des soies s'observe chez 1,33 o/o des individus, il atteint 8,66 o/o chez les macroptères ; ceux-ci présentent même un dédoublement bilatéral des soies notopleurales antérieures dans 3,33 o/o des cas.

En ce qui concerne les soies présuturales, l'examen du tableau XI montre que le pourcentage des variations est très différent pour chacun des deux types.

TABLEAU XI. — *Variations des soies présuturales chez les macroptères et les microptères.*

	Macroptères	Microptères
Présuturales normales.	93 o/o	45 o/o
» d'un seul côté	2,33 o/o	24 o/o
» absentes	0,33 o/o	31 o/o
» dédoublées	4,33 o/o	

Le nombre des soies scutellaires est caractérisé chez *A. pedestris* par des variations importantes. Nous avons vu que le *scutellum* porte de chaque côté un seul macrochète basal ; or, dans sa description de l'espèce, DUDA (1923) indique la présence de deux macrochètes de chaque côté. L'étude des soies scutellaires chez les microptères m'a montré que 34,33 o/o des individus sont conformes au type décrit par DUDA, alors que 49,33 o/o ne présentent qu'un seul macrochète basal de chaque côté. En raison de la fréquence de cette disposition, je la considère comme normale. Il existe encore un certain nombre d'individus (16,33 o/o) qui présentent une disposition intermédiaire ; le *scutellum* porte à sa base un macrochète d'un côté et deux de l'autre. Chez les macroptères, 52,33 o/o des exemplaires sont conformes au type de DUDA, alors que 27 o/o n'ont qu'un seul macrochète de chaque côté et que la disposition intermédiaire (une soie d'un côté et deux de l'autre) s'observe dans 20,66 o/o des cas. Il y a donc une différence marquée dans la fré-

quence des variations des soies scutellaires entre les deux types homozygotes microptère et macroptère.

d) *Ailes*. — J'ai déjà étudié les variations de l'aile d'*A. pedestris* dans une population d'origine sauvage (GUIBÉ, 1936) ; je me propose ici de faire l'étude comparée de l'organe du vol des deux types microptères et macroptères.

Les ailes des macroptères ont toujours plus de 2 mm. 5 de longueur ; des mensurations effectuées sur 100 exemplaires (50 ♂ et 50 ♀) m'ont donné les dimensions extrêmes suivantes : longueur minima : 2 mm. 88, longueur maxima : 3 mm. 55. Sur le tableau XII, j'ai noté le nombre d'individus correspondant aux diverses longueurs d'aile ; on remarque qu'il existe deux fréquences maxima, l'une pour une longueur de 3 millimètres, l'autre pour 3 mm. 34.

TABLEAU XII. — *Nombre d'individus macroptères correspondant aux diverses longueurs d'ailes (les longueurs sont exprimées en millimètres).*

Longueur des ailes	2,88	2,97	3,04	3,13	3,16	3,19	3,22	3,25	3,28	3,31	3,34	3,37	3,40	3,43	3,46	3,49	3,55
Nombre d'individus	6	2	12	14	2	10	7	2	4	1	17	1	6	7	1	5	3

D'une façon générale la largeur des ailes croît proportionnellement à la longueur ; le rapport $\frac{\text{longueur aile}}{\text{largeur aile}}$ est en effet sensiblement constant, quelle que soit la taille de l'aile ; c'est ainsi qu'il est compris entre 2,3 et 2,5 pour les ailes les plus courtes (2 mm. 88), alors que pour les plus longues (3 mm. 55) il varie de 2,2 à 2,4.

La longueur des ailes est indépendante de celle du corps ; des exemplaires de grande taille peuvent avoir des ailes plus courtes que celles d'individus de plus petite taille ; de même, j'ai observé des longueurs d'aile allant des plus longues aux plus courtes chez des Aptérines de même taille. Je dois encore signaler que je n'ai constaté aucune différence dans la taille des ailes entre les deux sexes.

Les ailes des macroptères présentent la conformation d'une aile

de *Borboridæ* (*Cypselidæ*). Les variations de la forme sont très rares ; elles consistent principalement en une troncature de l'extrémité (planche I, fig. 4) ou en une diminution de la largeur. Cette variation de la forme est plus particulièrement accusée pour les brachyptères, dont certains même présentent de l'asymétrie alaire.

La nervation de l'aile des macroptères (fig. 25) est celle d'une aile du genre *Borborus* (*Cypsela*) telle que DUDA l'a décrite. On y reconnaît les diverses nervures suivantes :

1^o Nervure marginale ou costale (*C*). Elle suit le bord antérieur

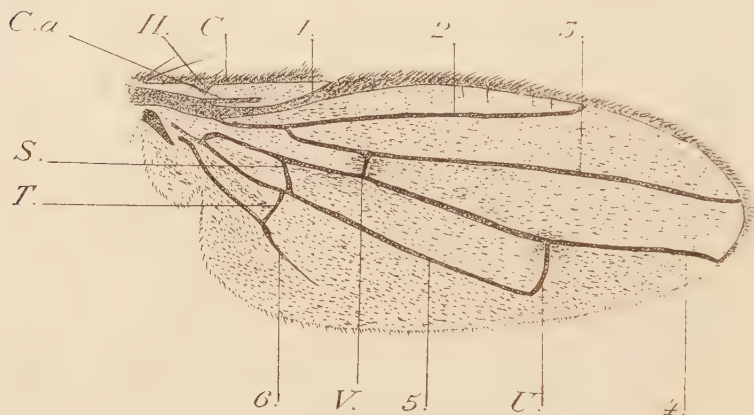


Fig. 25. — *A. pedestris*. Aile du type macroptère. 1 à 6, nervures longitudinales ; *C.*, nervure costale ; *Ca.*, nervure costale auxiliaire ; *H.*, nervure transverse humérale ; *S.*, nervure transverse basale ; *T.*, nervure transverse anale ; *V.*, nervure transverse antérieure ; *U.*, nervure transverse postérieure. $\times 31$; réduction $1/4$.

de l'aile et se termine légèrement en arrière de la pointe, où elle reçoit la quatrième nervure longitudinale. On peut y reconnaître quatre portions délimitées par la terminaison des quatre premières nervures longitudinales. La nervure costale est garnie de nombreux macrochètes, parmi lesquels on remarque deux longues et fortes soies, insérées sur un épaississement de sa portion basale. Au voisinage de sa base, la costale donne naissance à une nervure transverse humérale (*H*), qui est toujours incomplète et s'estompe dans le limbe alaire avant d'atteindre la première longitudinale. Au niveau de son confluent avec cette dernière nervure, la costale présente toujours une solution de continuité.

2° Première nervure longitudinale (1). La première nervure longitudinale suit un trajet à peu près rectiligne jusqu'à l'origine de la costale auxiliaire, puis elle se courbe vers l'avant et atteint le bord de l'aile au niveau de son tiers interne. Elle émet une nervure costale auxiliaire (*Ca*) dirigée en avant et en dehors, mais qui disparaît avant d'atteindre la costale.

3° Seconde nervure longitudinale (2). La seconde nervure longitudinale sort de la précédente par une racine commune avec la troisième longitudinale; elle décrit un arc sensiblement parallèle à celui de la costale dans laquelle elle se termine en se courbant vers l'avant.

4° Troisième nervure longitudinale (3). Elle est presque droite et se termine dans la costale un peu avant la pointe de l'aile.

5° Quatrième nervure longitudinale (4). Cette nervure est issue d'un tronc commun avec les cinquième et sixième longitudinales; elle forme deux angles largement obtus; le premier est ouvert vers l'arrière, son sommet est situé au niveau de la nervure transverse antérieure (*V*), le second est ouvert vers l'avant et son sommet correspond à la nervure transverse postérieure (*U*).

6° Cinquième nervure longitudinale (5). La cinquième nervure longitudinale se termine au niveau de la nervure transverse postérieure; elle est divisée en deux parties par la nervure transverse basale (*S*).

7° Sixième nervure longitudinale (6). Cette nervure n'atteint pas le bord de l'aile; elle est divisée par la nervure transversale anale (*T*) en deux portions à concavité antérieure.

8° Nervures transverses. Celles-ci comprennent, en plus de la transverse humérale (*H*) dont nous avons parlé précédemment, la transverse antérieure (*V*), laquelle unit les nervures longitudinales 3 et 4. Celle-ci est située au niveau du tiers basal de l'aile. La transverse postérieure (*U*), à la hauteur de laquelle se termine la cinquième longitudinale, unit celle-ci à la quatrième. La transverse basale (*S*) est dirigée obliquement en avant et en dedans entre les longitudinales 4 et 5. La transverse anale (*T*), à direction oblique en avant et en dehors, réunit les longitudinales 5 et 6, et limite la cellule anale.

Les diverses cellules circonscrites par ces nervures sont celles d'une aile du genre *Borborus* (*Cypsela*).

En plus des macrochètes qui tapissent la nervure costale, le limbe

alaire est garni de petites soies piliformes serrées ; celles-ci forment une frange le long du bord postérieur de l'aile.

Les variations de la nervation chez les individus macroptères sont relativement rares et consistent surtout dans le développement de nervures ou de tronçons de nervures supplémentaires. La figure 1, planche I, montre la présence d'une nervure transverse surnuméraire unissant la seconde nervure longitudinale à la costale ; dans d'autres cas (fig. 2, planche I) on constate le développement de tronçons aberrants, ou bien des dédoublements localisés (fig. 3, planche I).

Les ailes des microptères (fig. 5, planche I) sont constituées par des moignons dont la longueur varie entre 0 mm. 42 et 0 mm. 79, avec des fréquences maxima comprises entre 0 mm. 60 et 0 mm. 70 (tableau XV, p. 71).

Comme nous l'avons vu pour les exemplaires du type macroptère, le rapport $\frac{\text{longueur aile}}{\text{largeur aile}}$ reste à peu près constant pour les diverses longueurs d'ailes ; de même il n'existe aucun rapport entre la longueur des ailes et celle du corps. Enfin, bien que dans sa description de l'espèce MEIGEN signale que le moignon alaire des mâles est plus petit que celui des femelles, je n'ai rien constaté de semblable.

Le moignon alaire des microptères homozygotes est extrêmement polymorphe, aussi il est impossible de décrire un type morphologique. Ces moignons sont le plus souvent de forme ovoïde ; leurs bords sont fortement incurvés et cela d'autant plus que la longueur diminue. Le lobe axillaire (*alula*) est dans certains cas indistinct ; dans d'autres cas, au contraire, il présente un développement exagéré et apparaît sous l'aspect d'un grand lobe dépassant le bord postérieur de l'aile.

Dans son important travail de 1923 DUDA donne les indications suivantes en ce qui concerne la nervation des ailes d'*A. pedestris* : « Die Endabschnitte aller Längsadern sind gleichsam amputiert und « ihre Stümpfe unförmig verdickt und zusammengeballt ». En raison du grand degré de réduction de la nervation BEZZI (1916) a rangé l'espèce dans son groupe des Diptères à ailes d'aspect nymphal et à nervures typiquement indistinctes.

L'examen d'une série de moignons alaires provenant d'exemplaires microptères montre que, dans la majorité des cas, il est impossible de reconnaître les diverses nervures les unes des autres.

Cependant, ainsi d'ailleurs que DUDA l'a indiqué, on distingue toujours deux nervures : la costale et la première longitudinale. La costale occupe le bord antérieur et externe du moignon alaire; elle est large et garnie de nombreuses soies. Cette nervure est tantôt continue, tantôt interrompue au niveau de son confluent avec la première longitudinale (50 0/0 des cas environ). La costale donne naissance à une nervure transverse humérale plus ou moins distincte.

La première longitudinale est également large; son trajet est variable. Comme le fait remarquer DUDA, cette nervure est conservée dans toute sa longueur. Par suite du raccourcissement de l'aile, elle acquiert une grande importance, et s'étend d'une extrémité à l'autre de l'aile, atteignant la costale au voisinage du bord externe du moignon. Cette nervure donne naissance à une nervure costale auxiliaire, qui se perd rapidement dans le limbe de l'aile.

A part ces deux nervures, le reste du limbe alaire est occupé par des tronçons de nervures parfois isolés les uns des autres, parfois anastomosés irrégulièrement; dans d'autres cas, les nervures sont fusionnées et constituent un amas informe, occupant la plus grande partie du moignon. A cet aspect tout à fait aberrant de la nervation vient s'ajouter l'épaississement caractéristique des nervures, lesquelles se présentent sous l'aspect de larges cordons. Lorsque l'on examine les moignons les plus longs, on remarque une légère tendance vers une individualisation des nervures, mais il est encore impossible de les reconnaître les unes des autres.

Ces observations sont à rapprocher de celles que BRAUNS (1938) a faites chez *Conioscinella brachyptera* Zet.. L'auteur distingue une série de types alaires correspondant à des degrés d'atrophie de plus en plus accusés de l'aile. Ces divers types sont caractérisés par la réduction progressive de la nervation, qui devient finalement totalement indistincte. BRAUNS fait également remarquer l'épaississement accompagnant la dégradation de la nervation.

e) *Organes sensoriels des ailes*. — On sait que les ailes des Insectes portent des organes sensoriels parmi lesquels on distingue les papilles et les soies sensorielles.

Les papilles sensorielles se présentent sous l'aspect de petites taches claires, de forme arrondie ou ovale; leurs contours sont nettement délimités, parfois même par un double trait. Ces organes sont toujours situés sur le trajet d'une nervure et le plus souvent,

du moins chez *A. pedestris*, ils occupent la face supérieure de l'aile.

Les ailes des macroptères portent un certain nombre de papilles sensorielles (fig. 26); les unes sont disposées par groupe, les autres sont plus ou moins isolées. C'est ainsi que l'on peut reconnaître avec ZACWILICHOWSKI (1934) trois groupes principaux situés à la base de l'aile.

Groupe 1 (1). — Le groupe 1 est situé à la base de la nervure radiale, immédiatement en arrière de l'anneau chitinisé basal de

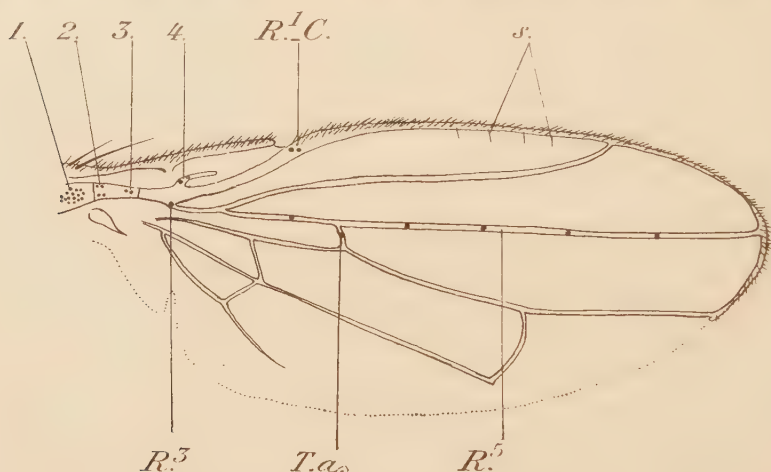


Fig. 26. — *A. pedestris*, type macroptère. Disposition des organes sensoriels sur l'aile. Légende d'après le texte. $\times 40$; réduction $1/3$.

cette nervure; il est constitué par la réunion de 16 à 23 papilles, réparties sur un espace de forme ovale. Ces papilles se présentent sous l'aspect de taches arrondies mesurant de 3μ à 4μ de diamètre.

Groupe 2 (2). — Les papilles du groupe 2 sont également situées sur la nervure radiale, au delà du groupe précédent. Il comprend quatre papilles disposées par paires : l'une près du bord antérieur, l'autre près du bord postérieur de la nervure. Dans certains cas, on constate la disparition de l'une des papilles et même parfois de l'une des paires constituant ce groupe.

Groupe 3 (3). — Le groupe 3 est normalement représenté par deux papilles, qui occupent la partie médiane de la nervure radiale

au delà de celles du groupe 2. Ces deux organes sont plus ou moins séparés l'un de l'autre; l'un d'eux peut faire défaut.

Dans son travail sur l'aile de *Conioscinella brachyptera* Zet. BRAUNS distingue un quatrième groupe, dans lequel il range un certain nombre de papilles disséminées à la surface de l'aile. C'est à ce groupe qu'appartiennent deux papilles situées à la base de la nervure transverse humérale, au niveau de l'origine de la costale auxiliaire; l'une de ces papilles occupe la face inférieure de l'aile. Ces organes de contours arrondis sont circonscrits par un double trait; leur taille est supérieure à celle des papilles des groupes précédents; ils mesurent en effet de $8\ \mu$ à $9\ \mu$ de diamètre. Ces deux papilles constituent pour moi le groupe 4 (4).

En plus de ces groupes principaux, il existe d'autres papilles, qui présentent la disposition suivante: une volumineuse papille (R^3), mesurant $12\ \mu$ de diamètre et présentant un double contour, est située à l'origine de la deuxième nervure longitudinale. Au confluent de la première longitudinale avec la costale se trouvent deux organes analogues au précédent (R^1-C). La nervure transverse antérieure porte également une forte papille (Ta). Enfin sur la troisième nervure longitudinale on observe un certain nombre de papilles (R^5); celles-ci sont normalement au nombre de quatre. L'une d'elles est située en deçà de la nervure transverse antérieure, les autres au delà de cette nervure; elles sont séparées les unes des autres par des intervalles variables. Ces papilles sont de petite taille ($6\ \mu$ à $7\ \mu$); leur nombre est sujet à variation; c'est ainsi que j'en ai compté jusqu'à sept sur certaines ailes, alors que sur d'autres il n'en existait que trois par suite de la disparition de la papille basale.

J'ai cherché à me rendre compte si la diminution de la longueur de l'aile chez les brachyptères entraînait une modification, soit dans la disposition, soit dans le nombre de ces organes sensoriels. Les recherches entreprises à ce sujet m'ont montré que le raccourcissement de l'aile entraîne la disparition des papilles situées sur la troisième nervure longitudinale, mais que les autres groupes ne présentent aucune modification importante.

L'atrophie des ailes chez les microptères s'accompagne d'une diminution marquée du nombre des papilles sensorielles. C'est ainsi que le groupe 1 n'est plus représenté que par 6 à 12 papilles, le plus souvent 9; le groupe 2 ne présente aucune modification; par contre pour les groupes 3 et 4, 17 o/o des individus seulement

sont conformes au type macroptère. De même, la papille située à l'origine de la deuxième nervure longitudinale (R^3 , fig. 26) manque dans 16 o/o des cas et celles qui sont placées au confluent de la première longitudinale avec la costale (R^1 -C, fig. 26) font défaut dans 90 o/o des cas. Les papilles correspondant aux autres groupes sont toujours absentes.

Les principales soies sensorielles sont insérées sur la costale. Parmi celles-ci, on distingue deux fortes soies disposées à la base de cette nervure; elles sont toujours présentes chez les macroptères et les microptères. Parmi les autres soies qui garnissent la costale, certaines sont dirigées en arrière au-dessus du limbe alaire (s). Chez les macroptères, le nombre de ces dernières est de 2 à 5, le plus souvent de 3; alors que chez les microptères elles font défaut.

En résumé, comme le montre l'examen du tableau XIII, l'atrophie des ailes d'*A. pedestris* est accompagnée d'une variation dans le nombre des organes sensoriels. Des faits comparables ont été déjà décrits par JACKSON (1928) chez *Sitona hispidula* F., par BAUS (1937) pour l'aile des Lépidoptères et par BRAUNS (1938) chez le Chloropide *Conioscinella brachyptera* Zet..

TABLEAU XIII. — Variation dans le nombre des organes sensoriels (papilles et soies) des ailes chez les macroptères et les microptères.

	Macroptères	Microptères
Groupe 1.	16 à 23	6 à 12
Groupe 2.	2 à 4	2 à 4
Groupe 3.	1 à 2	0 à 2
Groupe 4.	1 à 2	0 à 2
R^3	1	0 à 1
R^1 -C	1 à 3	0 à 2
Ta.	1	0
R^5	2 à 7	0
Soies sensorielles . . .	2 à 5	0

f) *Balanciers* (fig. 27). — Certaines mutations alaires de *D. melanogaster*, caractérisées par une diminution de la longueur des ailes (apterous, vestigial, strap), s'accompagnent d'une réduction des balanciers. J'ai recherché si des faits analogues s'observaient chez *A. pedestris*.

Les balanciers des macroptères sont bien développés; ils se présentent sous l'aspect de prolongements blanchâtres mesurant environ 400 μ de longueur et comprenant les trois parties d'un balancier normal (WEINLAND, 1891; PFLUGSTAEDT, 1912).

Chez les microptères, au contraire, les balanciers (fig. 9, p. 15) sont très réduits et à peine distincts; ils sont d'ailleurs passés inaperçus par certains auteurs. Ils sont représentés par des moignons blanchâtres mesurant de 100 à 150 μ de long et dans lesquels il est impossible de distinguer les parties caractéristiques d'un balancier normal. Il y a donc chez *A. pedestris* variation simultanée des ailes et des balanciers.

L'étude morphologique, qui vient d'être faite des types macroptère et microptère homozygote d'*A. pedestris*, montre qu'il n'existe entre eux aucune différence nettement caractérisée en dehors de celle que présentent les ailes et les balanciers.

Est-il possible de différencier morphologiquement l'un de l'autre les types microptère homozygote et microptère hétérozygote?

2. — Comparaison des types microptère homozygote et microptère hétérozygote.

Certains caractères morphologiques des microptères hétérozygotes sont semblables à ceux des microptères homozygotes; telles sont la longueur du corps, la forme et les dimensions du thorax. En ce qui concerne la chétotaxie du thorax, on remarque certaines particularités. Alors que le pourcentage des variations de nombre des soies notopleurales antérieures est sensiblement le même pour les deux types homozygote et hétérozygote, il est nettement différent pour les soies présuturales, où il devient intermédiaire entre les fréquences caractérisant, d'une part, les microptères homozygotes et, d'autre part, les macroptères. Enfin, en ce qui concerne les soies scutellaires, la fréquence des variations correspond à celle des



Fig. 27. — *A. pedestris*, type macroptère. Balancier. $\times 250$; réduction 1/2.

macroptères. L'examen du tableau XIV, qui établit la comparaison de la chétotaxie du thorax pour les trois types d'*A. pedestris*, permet de se rendre compte de ces particularités.

TABLEAU XIV. — *Variation de la chétotaxie du thorax dans les trois types macroptère, microptères homozygote et hétérozygote.*

Soies	Macroptères	Microptères homozygotes	Microptères hétérozygotes
Notopleurales antérieures normales	88 o/o	98,66 o/o	96,66 o/o
Notopleurales antérieures dédoublées d'un côté	8,66	1,33	2,66
Notopleurales antérieures dédoublées des deux côtés	3,33		0,66
Présuturales normales	93	45	60
Présuturales d'un seul côté	2,33	24	24
Présuturales absentes	0,33	31	16
Présuturales dédoublées	4,33		
1 soie scutellaire basale de chaque côté	27	49,33	25
2 soies scutellaires basales de chaque côté	52,33	34,33	53
1 soie scutellaire d'un côté et 2 de l'autre	20,66	16,33	22

Les ailes des microptères hétérozygotes sont représentées par des moignons, dont la longueur est comprise entre 0 mm. 51 et 1 mm. 06, avec deux fréquences maxima pour des longueurs de 0 mm. 76 et 0 mm. 79 (22 individus sur 100), et de 0 mm. 88 et 0 mm. 91 (28 individus sur 100). Nous avons vu (p. 64) que les moignons alaires des microptères homozygotes mesuraient de 0 mm. 42 à 0 mm. 79 de long; par suite, certains individus hétérozygotes ont des ailes dont la longueur correspond à celles des microptères homozygotes, mais elles n'atteignent jamais les tailles minima qui ont été constatées chez ces derniers. Par contre, pour d'autres individus, dans le cas présent 50 o/o, les moignons alaires dépassent la longueur maxima observée pour les microptères homozygotes.

Si l'on porte sur un tableau le nombre des exemplaires microptères homozygotes et hétérozygotes correspondant aux différentes longueurs d'ailes, on constate que celui-ci comporte trois compar-
timents distincts (tableau XV).

TABLEAU XV. — Nombre d'individus microptères homozygotes et microptères hétérozygotes correspondant aux diverses longueurs d'ailes (les longueurs sont exprimées en millimètres). La « zone d'incertitude » est indiquée par les nombres en italique.

Longueur d'ailes.	0,42	0,48	0,51	0,54	<i>0,57</i>	<i>0,60</i>	<i>0,63</i>	<i>0,66</i>	<i>0,69</i>	<i>0,72</i>	<i>0,76</i>
Microptères hétérozygotes.					2	5	3	5	2	7	11
Microptères homozygotes.	1	2	5	5	6	16	18	20	12	7	6

Longueur d'ailes.	<i>0,79</i>	0,82	0,85	0,88	0,91	0,94	0,97	1,00	1,03	1,06
Microptères hétérozygotes	11	5	8	12	16	6	4	2		1
Microptères homozygotes.	2									

Un premier compartiment renferme les exemplaires ayant les plus petits moignons alaires (de 0 mm. 42 à 0 mm. 54) ; ce sont tous des microptères homozygotes.

Un second compartiment correspond à des exemplaires dont les ailes sont de taille moyenne (de 0 mm. 57 à 0 mm. 80) ; il comporte à la fois des individus homozygotes et hétérozygotes. Pour cette raison je donne à ce compartiment le nom de « zone d'incertitude ».

Enfin le troisième compartiment comprend les individus qui ont une longueur d'ailes supérieure à 0 mm. 80 ; ceux-ci sont tous des hétérozygotes.

Dans les trois cas considérés ci-dessus, le caractère homozygote ou hétérozygote a été établi par la technique des croisements.

On constate donc une tendance marquée vers l'augmentation de la taille des ailes chez les formes microptères hétérozygotes.

Ce fait est à rapprocher des observations de LUTZ (1913) ; cet auteur, en étudiant biométriquement les hybrides de *D. melano-gaster* qui résultent du croisement ♂ wingless par ♀ normale, a

montré que les ailes de ces hybrides étaient plus courtes que celles des femelles.

Comme nous l'avons constaté pour les homozygotes, la longueur du moignon alaire des hétérozygotes est indépendante de la taille et du sexe des individus; de plus il est également impossible de caractériser d'une façon précise la forme des ailes; en effet, suivant leur taille, celles-ci rappelleront, tantôt les moignons des microptères homozygotes, tantôt les ailes des macroptères.

L'augmentation de la longueur des moignons alaires chez les hétérozygotes s'accompagne souvent de certains caractères de la nervation, qui empêchent de les confondre avec les moignons des microptères homozygotes. En effet, chez ces derniers, à part la nervure costale et la première longitudinale, la nervation est typiquement indistincte. Chez les hétérozygotes au contraire (planche I, fig. 6), on constate une tendance de plus en plus marquée vers l'individualisation des nervures; celles-ci présentent encore une disposition irrégulière, elles sont même parfois incomplètes; mais il est possible d'en identifier le plus grand nombre. De plus au fur et à mesure de leur individualisation, les nervures s'affinent et tendent à prendre l'aspect des nervures d'une aile macroptère.

Il existe également des différences en ce qui concerne les organes sensoriels des ailes entre les microptères homozygotes et hétérozygotes. Le groupe 1 de ces organes est représenté, chez ces derniers, par 9 à 14 papilles, alors qu'on en compte de 6 à 12 chez les homozygotes. Les autres groupes sensoriels montrent également de la variation, et on constate des différences importantes dans le pourcentage du nombre des individus présentant une disposition normale. C'est ainsi que le groupe 3 est normal pour 32 o/o des hétérozygotes et 17 o/o des homozygotes; le groupe 4 est normal chez 52 o/o des hétérozygotes et 17 o/o des homozygotes. La papille, située à l'origine de la deuxième longitudinale, disparaît chez 12 o/o des hétérozygotes et chez 17 o/o des homozygotes; il en est de même pour la papille située au confluent de la première longitudinale avec la costale; celle-ci fait défaut dans 31 o/o des cas chez les hétérozygotes, alors que chez les homozygotes elle disparaît chez 90 o/o des individus. Les autres papilles sensorielles observées chez les macroptères font toujours défaut. Par contre les soies sensorielles sont présentes et l'on en compte de 1 à 3.

Les balanciers ont un aspect analogue à celui qu'on rencontre

chez les microptères homozygotes; toutefois, des mensurations montrent que leur longueur est comprise entre 150 μ et 190 μ ; elle est donc un peu supérieure à celle des balanciers des homozygotes.

L'étude comparée des formes microptères homozygote et hétérozygote d'*A. pedestris* révèle donc des différences portant sur les caractères alaires. Nous avons vu, en effet, que chez les hétérozygotes les moignons alaires étaient, dans de nombreux cas, plus longs que ceux des homozygotes; de plus, l'étude de la nervation nous a montré que celle-ci présentait des caractères particuliers. En conséquence, lorsque dans une population d'*A. pedestris* certains individus microptères ont des ailes, dont la longueur est supérieure à 0 mm. 80 (c'est-à-dire au delà de la zone d'incertitude, voir tableau XV, p. 71) et dont la nervation est telle que les diverses nervures peuvent être identifiées, il y a de fortes chances pour que l'on se trouve en présence de formes hétérozygotes. Inversement, les individus microptères, dont les ailes sont très réduites et à nervation typiquement indistincte, sont vraisemblablement des formes homozygotes. J'ai vérifié expérimentalement ces déductions de deux façons : d'une part, en accouplant entre eux ou avec la forme récessive macroptère des individus microptères qui présentaient des moignons alaires très courts; d'autre part, en croisant entre eux des individus ayant des moignons alaires très longs. Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau suivant (tableau XVI, p. 74).

Ces résultats prouvent donc le bien-fondé des déductions précédentes. En effet, les couples 1, 2, 3, 4 ont donné uniquement des microptères, alors que les couples 5 et 6 ont présenté le phénomène de disjonction. Il est donc possible de différencier par certains caractères alaires des microptères homozygotes et hétérozygotes.

Comme le montre cette étude, l'espèce *A. pedestris* se présente avec deux génotypes. L'un d'eux est caractérisé par la réduction de ses ailes à l'état de moignons; il correspond à la forme microptère décrite par les auteurs. L'autre, caractérisé par la grande taille de ses ailes, correspond à une forme macroptère, que j'ai observée et décrite pour la première fois. Si au point de vue morphologique le type macroptère se différencie immédiatement du type microptère, en raison du développement de ses ailes, le macroptérisme ne constitue pas, à mon sens, un caractère suffisant

pour autoriser un morcellement de l'espèce. En effet, l'étude morphologique comparée des deux génotypes montre la constance des autres caractères qui sont actuellement utilisés pour définir l'espèce. De plus, le croisement des types microptère et macroptère entre eux donne naissance à des hybrides, qui sont aussi féconds que les représentants de l'espèce pure. Ces considérations morphologiques et génétiques permettent donc de maintenir l'intégrité de l'espèce *A. pedestris*, le type macroptère correspond dès lors à une variation intraspécifique.

TABLEAU XVI

Couples	Longueur des ailes	Descendants
1 { ♂ microptère × ♀ microptère	0 mm. 54 0 mm. 54	111 microptères
2 { ♂ microptère × ♀ microptère	0 mm. 52 0 mm. 54	112 microptères
3 { ♂ microptère × ♀ macroptère	0 mm. 54	205 microptères
4 { ♂ macroptère × ♀ microptère	0 mm. 48	168 microptères
5 { ♂ microptère × ♀ microptère	1 mm. 3 0 mm. 97	163 microptères et 43 macroptères
6 { ♂ microptère × ♀ microptère	1 mm. 06 1 mm. 3	126 microptères et 36 macroptères

En résumé :

Le polymorphisme alaire des Ptérygotes relève dans de nombreux cas de causes héréditaires. L'apparition de formes ailées dans mes élevages d'*A. pedestris* constitue une mutation, c'est-à-dire une variation de nature héréditaire.

L'étude de la transmission du microptérisme et du macroptérisme chez *A. pedestris* montre que le caractère macroptère correspond à une mutation mendélienne. Le croisement des macroptères entre eux m'a donné d'emblée une lignée macroptère, qui

compte 6.024 individus. Par des croisements de microptères entre eux, j'ai isolé une lignée microptère, qui m'a donné jusqu'à ce jour 2.151 individus. Des croisements entre des individus, issus de ces deux lignées, ont donné une génération F^1 , comprenant 2.083 descendants de type microptère et cela quel que soit le sens du croisement. Ce résultat prouve donc que le caractère macroptère est récessif. La génération F^2 , issue des individus qui composent F^1 , est caractérisée par une disjonction mendélienne typique; en effet, pour 2.365 descendants j'ai obtenu 1.796 microptères et 569 macroptères. La mutation macroptère d'*A. pedestris* est conditionnée par un facteur mendélien simple et récessif.

Le peu de temps qui s'est écoulé entre la mise en élevage des premiers exemplaires récoltés dans la nature et l'apparition du premier individu macroptère, ainsi que les résultats de certains croisements du début de mes élevages permettent de supposer qu'il existe des formes hétérozygotes dans la nature. Cette hypothèse a été vérifiée par des croisements effectués entre des individus sauvages et des formes provenant de mes lignées sélectionnées. La forme macroptère d'*A. pedestris* n'a pas encore été signalée dans la nature; mais sa capture possible nécessite une modification des clés de détermination.

J'ai constaté au cours de mes élevages certaines anomalies dans la descendance de quelques couples. Le brachyptérisme est vraisemblablement lié à l'influence des facteurs du milieu extérieur. Le déterminisme de la position divergente des ailes de certains individus n'a pu encore être expliqué. De toute façon, ces anomalies ne modifient en rien les résultats de l'étude de la transmission héréditaire de la variation macroptère.

L'étude comparée des microptères homozygotes et des macroptères m'a montré qu'il existait entre eux des différences portant sur les dimensions et la forme du thorax, ainsi que sur la fréquence des variations du nombre de certaines soies. Cependant, ces variations ne sont pas suffisamment constantes pour constituer des caractéristiques. Il n'en est plus de même en ce qui concerne les caractères des ailes et des balanciers. Alors que chez les macroptères les ailes ont une longueur qui est toujours supérieure à 2 mm. 5 et une nervation correspondant à celle d'une aile de *Borboridæ* (*Gypselidæ*), chez les microptères les ailes sont réduites à des moignons dont la nervation est typiquement indistincte. Il est donc possible

de différencier, au point de vue morphologique externe, les macroptères et les microptères homozygotes par l'étude des ailes et des balanciers.

La comparaison des microptères homozygotes et des microptères hétérozygotes montre également que leur différenciation est basée sur l'examen des caractères alaires. Chez les hétérozygotes on constate une tendance marquée vers une augmentation de la longueur des moignons alaires, en même temps que vers l'individualisation des nervures. Il est par suite possible de différencier par certains caractères alaires des microptères homozygotes et des microptères hétérozygotes ; c'est ce que j'ai vérifié expérimentalement par la technique des croisements.

Enfin, il importe de faire remarquer que, parmi les caractères spécifiques d'*A. pedestris*, seul le caractère alaire présente de la variation.

TROISIÈME PARTIE

LE COMPLEXE : AILES-MUSCLES DU VOL CHEZ *A. PEDESTRIS*

CHAPITRE PREMIER

LA MUSCULATURE DU VOL CHEZ LES INSECTES

1. — Ailes et muscles du vol.

La faculté du vol nécessite à la fois la présence d'ailes et de muscles du vol normalement développés. L'étude du complexe ailes-muscles du vol chez les Insectes a fait l'objet de nombreux travaux qui portent les uns sur des formes ailées mais ne volant pas, les autres sur des formes dont les ailes sont plus ou moins atrophiées. Différents auteurs ont recherché si la réduction des ailes entraîne l'atrophie musculaire, ou, au contraire, si l'atrophie musculaire a pour conséquence la réduction des ailes. Le problème ne se pose pas d'une façon aussi absolue ; l'ensemble des recherches effectuées à ce sujet montre, en effet, que chez les Insectes le complexe ailes-muscles du vol se présente sous les modalités suivantes :

1° Présence de muscles et d'ailes.

2° Persistance des muscles, atrophie des ailes.

3° Atrophie des muscles, persistance des ailes.

4° Atrophie simultanée des muscles et des ailes.

1° *Présence de muscles et d'ailes.* — Je n'insisterai pas sur ce premier mode qui correspond aux conditions normales et indispensables au vol.

2° *Persistance des muscles, atrophie des ailes.* — Ce mode a été

décrit par CUÉNOT et MERCIER (1923) à la suite de leurs recherches sur *Drosophila melanogaster*. Ces auteurs ont étudié le degré du développement des muscles vibrateurs longitudinaux chez des mutants alaires de *Drosophila*, réalisant, au point de vue de l'atrophie des ailes, une série complète depuis la forme aptère jusqu'à la forme normale (no-wings, vestigial, rudimentary, miniature, normale). Les résultats de leurs recherches ont montré que, quel que soit le degré de réduction des ailes, les muscles vibrateurs longitudinaux persistaient dans tous les cas. De même, chez le microdip-tère à ailes réduites *Geomyza sabulosa* Hal., MERCIER (1924 b) a constaté la persistance des muscles du vol avec cependant une légère réduction du nombre des fibres musculaires. « Il n'est pas possible, d'après l'étude anatomique de cet unique exemplaire de *G. sabulosa*, de considérer la légère réduction du nombre des fibres des vibrateurs longitudinaux comme l'indice d'une orthogénèse régressive ». Les faits constatés par l'auteur ne peuvent s'expliquer que « par ce que nous savons des mutants alaires de *D. melanogaster* ».

Dans son travail sur les Hémiptères aquatiques, POISSON (1924) signale le cas de deux *Limnotrechus thoracicus* Sch. brachyptères et de cinq *Velia currens* F. (espèce normalement aptère), chez lesquels les muscles vibrateurs du vol étaient parfaitement développés. Chez un autre Hémiptère, le Coréïde de type brachyptère *Chorosoma schillingii* Schum., cet auteur (1925) note également la présence de muscles du vol d'apparence normale.

La perte de la faculté du vol pour les formes appartenant à ce second mode est donc imputable à l'atrophie des ailes ; elle réalise le processus drosophilien selon CUÉNOT et MERCIER (*loc. cit.*).

3° *Atrophie des muscles, persistance des ailes.* — Dans ce cas, l'inaptitude au vol est le fait de l'atrophie musculaire ; la perte de la faculté du vol se fait suivant le processus chersodromien (CUÉNOT et MERCIER). Ce mode a été décrit pour la première fois par MERCIER (1920) chez le Diptère *Chersodromia hirta* Walk.. Il existe chez cette espèce de nombreux individus ne volant pas, bien qu'ayant des ailes de longueur normale ; MERCIER a constaté que chez eux la musculature du vol présentait une grande réduction, caractérisée par la diminution du nombre des fibres musculaires.

Au cours de recherches effectuées sur les *Forficulidae*, MERCIER et POISSON (1923) ont montré que chez *Forficula auricularia* L.,

alors que les ailes sont normalement développées, l'inaptitude au vol est due à l'atrophie musculaire.

POISSON (1924) note également l'absence de muscles du vol chez trois exemplaires de *Limnotrechus thoracicus* Sch., ainsi que chez *Nepa*, *Naucoris cimicoïdes* L. et certaines Ranâtres. Enfin, JACKSON (1928) signale que certains individus macroptères de *Sitona hispidula* Fab. présentent parfois une musculature du vol plus ou moins atrophiée.

4° *Atrophie simultanée des muscles et des ailes.* — Pour les formes appartenant à ce dernier mode, la perte de la faculté du vol réalise le processus hyménoptère. En effet, PICARD (1923) a observé chez le Chalcidien *Melittobia acasta* Walk., dont le mâle présente des ailes réduites, l'atrophie concomitante des ailes et des muscles du vol qui ne sont plus représentés que par quelques faisceaux plongés dans du tissu adipeux. Plus tard (1931), l'auteur a constaté des faits identiques chez le Cynipide *Biorhiza pallida* Ol., dont la femelle présente tous les intermédiaires entre des exemplaires à ailes normales et des exemplaires aptères. L'étude de ces divers exemplaires a montré à PICARD « une atrophie progressive des muscles « du vol, qui suit parallèlement l'atrophie des ailes ».

L'atrophie simultanée des muscles du vol et des ailes est connue chez d'autres Hyménoptères : *Sycosoter Lavagnei* Pic. et Licht. (PICARD et LICHTENSTEIN, 1918), *Spathius pedestris* Wesm., *Gelis zonatus* Först. (PICARD, 1931); ainsi que chez certains Diptères : *Wasmaniella aptera* Kief., *Monardia Van-der-Vulpi* May. (PICARD, 1931), *Calycopteryx moseleyi* Eat. (HENNIG, 1934).

MERCIER et POISSON (1923), étudiant le complexe ailes-muscles du vol chez les *Forficulidæ*, ont constaté que chez *Forficula Lesnei* Finot il y avait également atrophie simultanée des ailes et des muscles. Il en est de même chez les Hémiptères aquatiques de formes brachyptères ou microptères. A leur sujet, POISSON (1924) s'exprime ainsi : « En règle générale, les muscles vibrateurs sont complètement défaut chez ces formes (*Gerris*, *Velia*, *Aepophilus*, *Hydro-metra*) ».

Enfin, pour terminer cette longue énumération, je rappelle que les mutants brachyptères du Coléoptère *Sitona hispidula* Fab. ont des muscles alaires atrophiés (JACKSON, 1928), et qu'il en est de même pour certains Pupipares : *Melophagus* et *Cratærhina* (MASSONNAT, 1909).

En somme, ces travaux montrent que chez les Insectes à ailes réduites on peut observer, tantôt la persistance des muscles vibrateurs (mutants de *Drosophila*, *Geomyza sabulosa*, divers Hémiptères), tantôt la réduction de ces muscles (*M. acasta* ♂, *B. pallida* ♀, *F. Lesnei*, certains Hémiptères, mutants brachyptères de *S. hispidula*). De même, chez les Insectes ailés, tantôt la musculature du vol est normale (cas général indispensable au vol), tantôt elle est plus ou moins atrophiée (*C. hirta*, *F. auricularia*, *L. thoracicus*, *Nepa*, *Naucoris*).

J'ai cherché à établir la nature du complexe ailes-muscles du vol chez *A. pedestris* et, dans ce but, j'ai entrepris l'étude comparée des processus de l'histogénèse de la musculature du vol chez chacun des trois types de mon élevage. Auparavant, j'ai estimé à propos de rappeler les divers processus de l'histogénèse de la musculature du vol chez les Insectes.

2. — Processus divers de l'histogénèse de la musculature du vol chez les Insectes.

Les phénomènes histogénétiques, aboutissant à l'édification de la musculature du vol chez les Insectes, ont fait l'objet de nombreux travaux. Sans entrer dans les détails des divers types du développement de cette musculature, je me bornerai à donner un court aperçu d'ensemble des faits qui sont actuellement bien établis, et qui permettent de se rendre compte des processus divers, suivant lesquels s'édifie la musculature propre à l'imago.

Nous examinerons tout d'abord les faits chez les Insectes à métamorphoses incomplètes, puis ensuite chez les Insectes à métamorphoses complètes. Chez les Hémi-métaboles, les organes de l'imago se développent progressivement à partir de l'éclosion. C'est ainsi que « les muscles des ailes apparaissent peu à peu au cours de la « croissance larvaire » (WHEDON, 1929). Toutefois, ce développement présente, en particulier au moment des mues, des sortes de crises caractérisées par une accélération et une intensification des phénomènes histogénétiques. Au cours de ses recherches sur les Hémiptères aquatiques POISSON (1922, 1924) a montré que les ébauches des muscles du vol sont reconnaissables dès le troisième stade larvaire ; celles-ci sont représentées par deux travées de

tissu conjonctif, autour desquelles viendront se grouper les myoblastes qui se différencieront en fibres musculaires. L'apport myoblastique s'effectue surtout au moment des mues, et avec plus d'abondance lors de la mue du cinquième stade larvaire, laquelle correspond à la mue imaginale. Parmi ces myoblastes, « les uns se différencieront en de nouvelles fibres pendant que d'autres se fusionnent aux fibres déjà constituées ».

Le développement des muscles du vol des Hémiptères aquatiques est « en somme une histogénèse où le muscle est entièrement formé aux dépens de myoblastes embryonnaires sans remaniements secondaires ».

Les Insectes à métamorphoses complètes sont caractérisés par des différences morphologiques et physiologiques très profondes, qui séparent la larve de l'imago ; c'est au cours de la période de nymphose que s'effectue le passage de l'une à l'autre de ces formes. Durant la nymphose, les divers organes larvaires subissent une histolyse plus ou moins complète, et sont remplacés par les organes imaginaires. En fait, ces deux processus, histolyse et histogénèse, ne se succèdent pas dans le temps ; ils sont plus ou moins intriqués l'un avec l'autre.

Parmi les organes qui s'édifient au cours de la nymphose, les uns sont exclusivement propres à l'imago ; c'est le cas, en particulier, pour les muscles du vol dont nous allons suivre le développement chez les divers types d'Insectes holométaboles.

Les Diptères constituent un matériel de choix qui a été largement utilisé pour l'étude des phénomènes internes de la nymphose. C'est VAN REES (1884, 1888) qui a montré le premier que les muscles du vol proviennent de trois paires de muscles larvaires qui ne subissent qu'une histolyse incomplète et constituent les premières ébauches de la musculature du vol. Ces muscles larvaires persistants sont soumis à un remaniement, qui aboutit à l'édification des muscles vibrateurs de l'imago. Suivant la nature de ces remaniements, on peut considérer deux types d'histogénèse.

Un premier type est celui qui a été décrit par VAN REES (1884-1888), puis par PÉREZ (1910), à la suite de leurs recherches sur les Muscides. Les trois muscles larvaires persistants subissent une histolyse incomplète ; ils perdent peu à peu leur structure fibrillaire et prennent un aspect finement grenu. Le sarcolemme disparaît et les noyaux larvaires, qui sont normalement disposés dans la

couche périphérique de sarcoplasme, émigrent à l'intérieur des muscles. Ainsi chacun de ceux-ci se transforme en une masse syncytiale nue. Les processus de l'histogénèse sont caractérisés par la prolifération des cellules mésodermiques de la base du bourgeon alaire ; ces cellules viennent entourer les masses syncytiales provenant de l'histolyse des muscles larvaires persistants. Alors que VAN REES pensait que les muscles larvaires persistants devenaient à eux seuls les muscles du vol et qualifiait « cet essaim méso-dermique de mésenchyme, sans lui attribuer par la suite un rôle bien défini », PÉREZ « y reconnaît les véritables myoblastes, constructeurs essentiels des muscles du vol ». Ces myoblastes pénètrent dans les masses syncytiales ; ils les morcellent et délimitent ainsi les grandes lignes directrices de l'évolution de la musculature du vol. Dès leur pénétration, les myoblastes se fusionnent avec les masses syncytiales ; leurs noyaux se divisent alors par voie directe, édifiant ainsi peu à peu les muscles définitifs de l'imago.

« En somme, par leur processus de développement..., les muscles du vol se rattachent à tous les autres muscles larvaires remaniés par des myoblastes ; ils se distinguent seulement par une question de degré : la prépondérance exceptionnelle de la prolifération imaginale par rapport à l'ébauche larvaire conservée ; et par un détail structural, la constitution syncytiale qui est permanente pour eux.... » (PÉREZ).

Le second type du développement de la musculature du vol des Diptères correspond à celui qui a été décrit par JUSBASCHJANZ (1910) chez les *Stratiomyidæ*. Dans cette famille le développement commence dès la période larvaire ; il est caractérisé par une modification de certains muscles larvaires (Transformationsmuskel), qui peuvent être considérés comme les ébauches imaginale des muscles vibrateurs longitudinaux. Au fur et à mesure du développement, les « Transformationsmuskeln » sont envahis par une masse protoplasmique, renfermant de nombreux noyaux, nettement distincts des noyaux musculaires larvaires. Pour JUSBASCHJANZ, cette masse proviendrait de la prolifération de myoblastes larvaires, et tirerait son origine des muscles larvaires mêmes. En effet, d'après cet auteur : « ... Die kleine Kerne keine von aussen eingedrungenen Elementen sind » et, dans ces conditions, il admet l'hypothèse « das sie nämlich in Inneren des Muskels selbst entstanden und

« aus seinen Elementen herzuleiten sind ». Au cours du développement, ces noyaux s'organisent et déterminent ainsi l'édification des muscles vibrateurs longitudinaux de l'imago.

En ce qui concerne les muscles vibrateurs transversaux, ils sont représentés chez la larve par des cordons protoplasmiques (Imaginalstränge de JUSBASCHJANZ). Ces cordons sont d'origine embryonnaire ; ils unissent les disques thoraciques supérieurs et inférieurs. C'est BRUNO WAHL qui les observa le premier et les considéra comme des ébauches nerveuses. JUSBASCHJANZ a montré qu'il s'agissait d'ébauches des muscles vibrateurs transversaux. Les « Imaginalstränge » sont constitués par une masse protoplasmique homogène, sans sarcolemme distinct, et dans laquelle sont plongés des noyaux myoblastiques imaginaires, dont la prolifération aboutit à la formation de la musculature imaginaire suivant un processus analogue à celui qui a lieu pour les muscles vibrateurs longitudinaux.

Ces faits ont été constatés à nouveau par HÄNSEL (1913) chez le *Stratiomyidæ* : *Pachygaster meromelas* Dufour, ainsi que par DIRKES (1928) et SCHMIDT (1928) chez *Psychoda alternata* Say.

Le développement des muscles vibrateurs longitudinaux chez les Diptères appartenant à ce second type d'histogénèse résulte donc du remaniement de muscles larvaires persistants par des myoblastes imaginaires, qui tirent leur origine des noyaux larvaires ; il n'y a aucun apport d'éléments extérieurs aux muscles. Les muscles vibrateurs transversaux proviennent directement d'ébauches embryonnaires.

L'histogénèse de la musculature du vol dans les autres ordres d'Insectes holométaboles montre que ce phénomène, à part certains détails, se rapporte au second type qui vient d'être décrit pour les Diptères. Par analogie avec les travaux de KOROTNEFF, SCHUCKMANN (1909) signale que chez le Lépidoptère *Vanessa urticae* L. les myoblastes, qui remanient la musculature larvaire persistante, tirent leur origine des muscles mêmes. Chez un autre Lépidoptère, *Hyponomeuta padella* L., HUFNAGEL (1918) admet que le remaniement des muscles, au cours de la nymphose, « se produit aux « dépens de myoblastes, qui, dès l'âge embryonnaire, sont plongés « dans le sarcoplasme à côté des noyaux larvaires. Chez *Hyponomeuta*... les myoblastes sont des éléments appartenant aux muscles de la larve ». Les travaux récents de BLAUSTEIN (1935-1936) viennent confirmer cette manière de voir.

En ce qui concerne l'Ordre des Hyménoptères, les observations d'ANGLAS (1901), chez l'Abeille et la Guêpe ; de PÉREZ, chez *Formica rufa* L. (1901) et chez *Polistes gallica* L. (1912), mettent également en évidence l'origine interne des myoblastes imaginaux. D'après les travaux de BREED (1903) et de POYARKOFF (1910), il en serait de même de l'histogénèse des muscles du vol chez les Coléoptères.

Le développement de la musculature du vol chez les Insectes peut donc se ramener aux trois types suivants :

1° Néoformation complète, sans remaniements, aux dépens de myoblastes embryonnaires ; cas des Insectes à métamorphoses incomplètes.

2° Remaniement de muscles larvaires persistants par l'intermédiaire de myoblastes imaginaux d'origine extérieure à ces muscles et provenant de la prolifération des cellules mésodermiques de la base du bourgeon alaire. Ce type est réalisé chez les Muscides.

3° Remaniement de muscles larvaires persistants par des myoblastes ayant leur origine dans ces muscles mêmes et sans apport d'éléments extérieurs. Ce cas s'observe dans la plupart des Ordres d'Insectes holométaboles.

CHAPITRE II

LA MUSCULATURE DU VOL DANS LES TROIS TYPES

D'*APTERINA PEDESTRIS*

Dans le présent chapitre, je me propose d'étudier la musculature du vol des trois types d'*Apterina pedestris* qui constituent mes élevages : type macroptère, type microptère homozygote et type microptère hétérozygote.

1. — Type macroptère.

Une coupe transversale pratiquée dans la région moyenne du thorax d'un imago macroptère, âgé de quinze jours environ (fig. 28), montre qu'il existe une musculature du vol parfaitement développée.

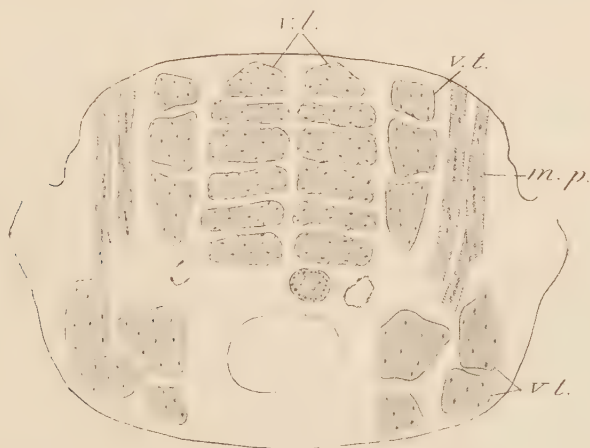


Fig. 28. — *A. pedestris*. Coupe transversale du thorax d'un imago macroptère âgé de quinze jours. *vl.*, muscles vibrateurs longitudinaux ; *vl.*, muscles vibrateurs transversaux ; *mp.*, muscles extrinsèques des pattes. $\times 82$; réduction $1/3$.

pée. Celle-ci comprend deux groupes musculaires présentant la disposition suivante :

1° Le premier groupe (*vl*) est situé au-dessus du tube digestif, de part et d'autre de la ligne médiane du thorax, et consiste en deux masses musculaires symétriques; ce sont les masses musculaires internes de Viallanes ou muscles vibrateurs longitudinaux de Janet.

2° Le second groupe (*vt*) est constitué, de chaque côté des précédents, par un ensemble de faisceaux musculaires à orientation dorso-ventrale; ils correspondent aux sternali-dorsaux des auteurs ou muscles vibrateurs transversaux de Janet.

Les muscles vibrateurs longitudinaux sont formés par six paires de faisceaux musculaires disposés les uns au-dessus des autres et étendus obliquement de haut en bas et d'avant en arrière sur toute la longueur du thorax. Ils prennent insertion en avant sur la paroi interne de la capsule thoracique au-dessus du cou; en arrière, ils se terminent sur une invagination de cette capsule.

Sur une coupe transversale, chacun des faisceaux présente une section de forme plus ou moins quadrangulaire. Les faisceaux supérieurs et inférieurs ont une taille plus petite que celle des faisceaux moyens; ces derniers mesurent de 1 mm. 7 à 2 mm. 2 de longueur sur 0 mm. 5 de largeur environ. Chacun d'eux est nettement délimité par un sarcolemme qui entoure une masse d'aspect grenu correspondant à la section des fibrilles qui la constituent. Cette masse sarcoplasmique est semée de petits noyaux foncés; elle est parcourue par des ramifications trachéennes se présentant sous l'aspect de fins canalicules ramifiés.

Les muscles vibrateurs transversaux sont disposés en trois groupes :

1° un groupe antérieur comprenant trois faisceaux : un faisceau antérieur, un faisceau interne et un faisceau postéro-interne;

2° un groupe moyen formé de deux faisceaux disposés l'un derrière l'autre;

3° un groupe postérieur constitué également de deux faisceaux ayant la même disposition que ceux du groupe précédent.

Ces muscles sont dirigés très obliquement d'avant en arrière et de haut en bas dans le thorax; ils prennent insertion par leur extrémité supérieure sur la paroi interne de la capsule thoracique; par leur extrémité inférieure, le premier groupe se termine au niveau de l'origine des pattes pro et mésothoraciques, le second groupe

entre les pattes méso et métathoraciques et le troisième groupe sur un prolongement interne de la capsule thoracique.

La structure des vibrateurs transversaux est la même que celle des vibrateurs longitudinaux.

Les individus macroptères d'*A. pedestris* présentent donc une musculature du vol parfaitement développée, et analogue à celle qui a été décrite par les différents auteurs chez les Muscides. Le complexe ailes-muscles du vol correspond au premier type que nous avons défini (présence de muscles et d'ailes). Cependant, je dois signaler que je n'ai jamais observé les exemplaires macroptères d'*A. pedestris* faire usage de leurs ailes autrement que pour effectuer des bonds. *

Par quels processus histogénétiques s'édifie cette musculature ?

Pour étudier l'histogénèse de la musculature du vol au cours de la nymphose, il est nécessaire de connaître aussi exactement que possible l'âge des pupes ayant fourni le matériel d'étude. A cet effet, il suffit de prélever les larves au moment précis où elles rétractent leur segment céphalique (stade prépupal); on a ainsi un point de départ suffisamment précis pour connaître l'âge du matériel. Dans les lignes qui vont suivre, je me bornerai à l'étude de l'histogénèse des muscles vibrateurs longitudinaux qui se prêtent mieux à l'obtention de bonnes coupes; d'ailleurs, ainsi que j'ai pu m'en rendre compte, les phénomènes histogénétiques sont les mêmes en ce qui concerne les muscles vibrateurs transversaux.

Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, les premières ébauches de la musculature du vol des Muscides sont représentées par trois paires de muscles larvaires persistants qui échappent partiellement à l'histolyse. Sur une coupe transversale de la région moyenne du thorax de la nymphe macroptère d'*A. pedestris*, âgée d'un jour (fig. 1, planche II), on constate la présence de trois plages d'aspect homogène (*M*), sans aucune trace de striation, et dans lesquelles sont plongés de gros noyaux présentant les caractères de noyaux musculaires larvaires. Ces trois plages correspondent aux restes des trois muscles larvaires persistants; ce sont les premiers stades des ébauches de la musculature du vol. Ces ébauches sont entourées par des éléments cellulaires variés, parmi lesquels on reconnaît des sphères de granules bourrées de sarcolytes. A côté de celles-ci, on remarque la présence de petites cellules (*m*) fusiformes, pourvues d'un gros noyau et formant dans la région latérale

du thorax un essaim qui se met en rapport, du côté dorsal, avec les ébauches de la musculature du vol. Cet essaim est dû au bourgeonnement du mésenchyme situé à la base du bourgeon alaire (*B*); les cellules qui le constituent sont les myoblastes « constructeurs essentiels de la musculature du vol » (PÉREZ). Dès ce stade, la prolifération myoblastique est intense, comme le prouvent les nombreuses figures de caryocynèse que l'on peut observer.

La figure 2, planche II, représente une coupe du thorax chez la nymphe de deux jours; elle montre les progrès accomplis par les processus histogénétiques. On constate immédiatement le grand développement pris par le massif myoblastique (*m*); celui-ci s'étale largement à la base du bourgeon alaire (*B*), occupant la plus grande partie de la région latérale du thorax de la nymphe; il émet deux prolongements, l'un dirigé du côté dorsal, l'autre du côté ventral. On note encore l'abondance de figures de caryocynèse prouvant l'active prolifération des myoblastes. Les noyaux et le sarcolemme des muscles larvaires persistants ont disparu; ceux-ci se présentent sous l'aspect que PÉREZ a décrit sous le nom de masses syncytiales.

Les myoblastes, qui sont disposés au pourtour de ces masses syncytiales, vont s'insinuer dans leur profondeur et la morceller. Ce processus de morcellement, que PÉREZ (1910) a mis en évidence pour *Calliphora erythrocephala*, aboutit à l'individualisation de six paires d'ébauches, lesquelles vont évoluer synchroniquement pour devenir les muscles vibrateurs longitudinaux.

Chez la nymphe de 60 heures (fig. 3, planche II), chacune des ébauches des vibrateurs longitudinaux (*VL*) se présente sous l'aspect d'une masse protoplasmique, dont le centre est occupé par une accumulation de noyaux correspondant aux noyaux myoblastiques qui se sont fusionnés avec elles.

L'examen de coupes transversales du thorax de nymphes âgées de trois jours (fig. 4, planche II) montre la disparition presque complète des myoblastes libres; leur fusion avec les masses syncytiales est donc presque entièrement achevée. Chacun des muscles vibrateurs longitudinaux (*VL*) se présente sous l'aspect de six masses rectangulaires, allongées transversalement, et disposées les unes au-dessus des autres. Les dimensions de ces ébauches, prises sur les faisceaux moyens, sont de 0 mm. 030 à 0 mm. 035 de largeur sur 0 mm. 015 à 0 mm. 020 d'épaisseur.

Chez la nymphe de cinq jours (fig. 29), les noyaux des vibrateurs

longitudinaux (VL) apparaissent petits et clairs, leur substance chromatique est localisée à la périphérie; de plus, comme l'a fait remarquer PÉREZ, leur alignement découpe les ébauches en une sorte de « carrelage irrégulièrement trapézoïdique ou pentagonal ». Sur des coupes longitudinales, les noyaux apparaissent disposés en longues séries linéaires résultant de la division directe qui déter-



Fig. 29. — *A. pedestris*. Début de la prolifération trachéenne chez une nymphe macroptère âgée de cinq jours; coupe transversale du thorax. VT., ébauches des muscles vibrateurs transversaux; VL., ébauches des muscles vibrateurs longitudinaux; t., trachée. $\times 492$; réduction $1/4$.

mine la croissance des ébauches. Ces modifications de la structure des ébauches s'accompagnent d'une modification de leur forme, et elles montrent une tendance à s'arrondir.

Vers le cinquième jour de la nymphose, un nouvel élément vient s'ajouter aux muscles en voie d'édification; ceux-ci commencent en effet à recevoir des ramifications trachéennes issues des troncs trachéens longitudinaux. L'examen de la figure 29 montre l'un de ces troncs (t) émettant des prolongements qui s'insinuent entre les ébauches musculaires (VL). Le développement de ces trachéoles est extrêmement rapide, et sur des coupes intéressant des stades ultérieurs on est frappé par leur abondance. Ainsi, sur des coupes du thorax de nymphes âgées d'une huitaine de jours (fig. 30), on

remarque, autour des ébauches musculaires des vibrateurs longitudinaux (*VL*) une grande quantité de ramifications trachéennes (*t*), dont certaines donnent naissance à des trachéoles, qui pénètrent dans les ébauches. Cette pénétration a lieu, comme l'ont décrit PÉREZ (1910) et POYARKOFF (1910), durant les derniers jours de la nymphose. Chez la forme macroptère d'*A. pedestris*, on commence



Fig. 30. — *A. pedestris*. Disposition des ramifications trachéennes autour des ébauches musculaires chez une nymphe macroptère âgée de huit jours ; coupe transversale du thorax. *VL*, ébauches des muscles vibrateurs longitudinaux ; *t*, trachée. $\times 492$; réduction 1/4.

à distinguer cette pénétration vers le septième jour de la période nymphale.

Jusqu'à ce stade (5^e jour), l'histogénèse de la musculature du vol chez la forme macroptère d'*A. pedestris* est en tous points comparable à celle qui a été décrite chez les Muscides. Mais, à partir du cinquième jour, on constate une modification dans le cours des phénomènes. En effet, chez les Muscides étudiés jusqu'à présent en vue du développement de la musculature du vol, la croissance des ébauches se poursuit sans arrêt jusqu'au développement com-

plet de cette musculature. Celui-ci est terminé au moment de l'éclosion. Chez les Aptérines macroptères, on observe un ralentissement des phénomènes histogénétiques coïncidant avec le début de la prolifération trachéenne, de telle sorte que les dimensions des ébauches, qui étaient de l'ordre de 0 mm. 030 à 0 mm. 035 de large sur 0 mm. 015 à 0 mm. 020 d'épaisseur au cinquième jour, sont seulement, au moment de l'éclosion (10^e jour), de 0 mm. 055 à 0 mm. 060 sur 0 mm. 020 environ (fig. 5, planche II). Si l'on compare ces dimensions à celles que nous avons relevées chez les imagos âgés de deux à trois semaines (2 mm. sur 0 mm. 5), on remarque immédiatement une différence appréciable entre elles. Il faut donc admettre que les muscles vibrateurs longitudinaux poursuivent leur développement après l'éclosion; c'est peut-être là une des raisons pour lesquelles les exemplaires macroptères d'*A. pedestris* ne volent pas.

Quels sont dès lors les processus de ce développement post-nymphal?

Chez l'imago macroptère venant d'éclore, il est facile de se rendre compte, grâce à la transparence de la chitine, que le thorax est presque entièrement occupé par des bulles d'air. On sait qu'au moment de l'éclosion les trachées des Insectes se remplissent d'air. Chez *A. pedestris*, par suite du développement encore réduit des muscles vibrateurs longitudinaux dans la région médiane du thorax, ce phénomène prend une grande amplitude. Celle-ci est encore accentuée en raison de l'abondance des ramifications trachéennes libres qui se dilatent. Une dissection du thorax de ces individus montre, de part et d'autre de la ligne médiane, la présence d'une bande de tissu d'aspect nacré, dans laquelle sont plongées les ébauches musculaires; ce tissu est formé par des ramifications trachéennes remplies d'air. J'interprète ces formations comme résultant du ralentissement des phénomènes de l'histogénèse. En effet, ce ralentissement n'intéresse que les ébauches musculaires; il est sans action sur la prolifération trachéenne, qui aboutit ainsi à la formation d'un abondant réseau, correspondant à l'ensemble des trachées d'un muscle normalement développé.

La présence de ce tissu rempli d'air rend difficile l'obtention de bonnes coupes. Sur celles-ci on constate que les ébauches musculaires sont bouleversées; elles apparaissent repoussées sur les côtés du thorax et elles ont perdu leur alignement. Des mensurations

effectuées au moment de l'éclosion montrent que les ébauches musculaires sont plus petites qu'à la fin de la nymphose, comme si elles avaient subi une sorte de compression. Elles mesurent en effet de 0 mm. 035 à 0 mm. 040 sur 0 mm. 015 à 0 mm. 020, contre 0 mm. 055 à 0 mm. 060 sur 0 mm. 020 au dixième jour de la période nymphale.

Sur des coupes de thorax d'imagos âgés de 24 heures, les dilations trachéennes montrent une diminution très appréciable. Il en résulte une régularisation dans la disposition des ébauches des muscles vibrateurs longitudinaux. Celles-ci se rapprochent de la ligne médiane, et elles commencent à augmenter de volume. Elles mesurent alors 0 mm. 055 à 0 mm. 060 de largeur sur 0 mm. 020 d'épaisseur, soit les mêmes dimensions qu'à la fin de la nymphose. Durant les jours qui suivent, le développement des muscles se poursuit rapidement; les noyaux se multiplient par division directe et sur des coupes longitudinales du thorax ils apparaissent allongés et disposés en séries linéaires. La masse sarcoplasmique augmente également de volume. Ainsi, au fur et à mesure du développement des muscles, on a l'impression que les noyaux deviennent de plus en plus petits et de moins en moins abondants. Finalement les muscles vibrateurs se présentent sous l'aspect définitif que nous avons indiqué au début de ce chapitre.

Des mensurations, effectuées sur les faisceaux moyens chez des imagos d'âge progressivement croissant, permettent d'apprécier la rapidité du développement post-nymphal de la musculature du vol. J'ai noté les dimensions suivantes chez des imagos âgés de :

4 jours, de 0 mm. 8 à 1 mm. 4 sur 0 mm. 5 à 0 mm. 6;

8 jours, de 1 mm. 4 à 1 mm. 6 sur 0 mm. 5 à 0 mm. 7;

15 jours, de 1 mm. 7 à 2 mm. sur 0 mm. 5 à 0 mm. 7.

Le développement post-nymphal des muscles du vol dure une quinzaine de jours, au cours desquels ils acquièrent leur taille définitive.

Le développement de la musculature du vol des formes macropètes d'*A. pedestris* comporte donc deux phases : la première (phase nymphale) s'effectue au cours de la nymphose et aboutit à l'individualisation des ébauches musculaires; la seconde (phase post-nymphale) correspond au début de la vie imaginale; elle est caractérisée par la transformation de ces ébauches en muscles définitifs.

2. — Type microptère homozygote.

Des coupes pratiquées dans le thorax d'imagos microptères homozygotes, âgés de deux semaines environ, montrent un aspect tout à fait différent de celui que nous avons constaté chez les exemplaires macroptères. Chez les microptères, il est impossible, ainsi que MERCIER (1922) l'a signalé, de reconnaître la présence de muscles du vol. Cependant, la dissection du thorax de ces imagos permet de se rendre compte qu'il existe des cordons très fins irréguliers, blanchâtres, noyés dans un tissu trachéen, analogue à celui que nous avons décrit chez les macroptères au moment de l'éclosion. Ces cordons représentent les vestiges des muscles vibrateurs longitudinaux. Le complexe ailes-muscles du vol correspond donc chez la forme microptère homozygote d'*A. pedestris* au quatrième mode que j'ai signalé précédemment : atrophie simultanée des ailes et des muscles.

Quels sont dès lors les processus au cours desquels s'édifie, puis s'atrophie cette musculature ? Les premiers phénomènes de l'histogénèse des muscles du vol chez les microptères sont comparables à ceux que j'ai décrits chez les macroptères.

Sur une coupe de thorax de nymphe âgée de 36 heures (fig. 1, planche III), on observe la présence des muscles larvaires persistants (*M*) constituant les masses syncytiales ; celles-ci sont entourées par les myoblastes (*m*). Chez la nymphe de 60 heures environ, les ébauches musculaires sont représentées par deux amas myoblastiques, au sein desquels on remarque trois plages correspondant aux trois masses syncytiales. Contrairement à ce que nous avons observé chez les macroptères, il n'y a pas de morcellement des masses syncytiales ; mais chacune d'elles se transforme, par adjonction de myoblastes imaginaires, en une ébauche. Il résulte de ces faits que, chez les microptères homozygotes, il n'y a formation que de trois paires d'ébauches des muscles vibrateurs longitudinaux.

Chez la nymphe de trois jours (fig. 2, planche III), les ébauches des vibrateurs longitudinaux (*VL*) sont nettement individualisées. Chacune d'elles est représentée par une masse protoplasmique de forme rectangulaire, mesurant de 0 mm. 025 à 0 mm. 030 de largeur sur 0 mm. 020 d'épaisseur, et dont la partie centrale est occu-

pée par un amas de noyaux provenant des myoblastes (*m*), qui se sont fusionnés avec les ébauches.

L'accroissement de la taille des ébauches musculaires est lente; c'est ainsi qu'au cinquième jour elles atteignent 0 mm. 035 sur 0 mm. 025 environ. A partir de ce moment (5^e jour), on assiste à des phénomènes particuliers; la taille des ébauches (VL, fig. 3,



Fig. 31. — *A. pedestris*. Aspect des ébauches de la musculature du vol chez une nymphe microptère près d'éclore; coupe transversale du thorax. VL., muscles vibrateurs longitudinaux; VT., muscles vibrateurs transversaux; MP., muscles extrinsèques des pattes; t., trachée. $\times 492$; réduction 1/4.

planche III) diminue; leur forme devient de plus en plus arrondie. C'est ainsi qu'au septième jour elles se présentent, sur des coupes transversales, sous forme d'amas arrondis, dont le diamètre varie de 0 mm. 020 à 0 mm. 025. Cette réduction de taille s'accélère et, au moment de l'éclosion (10^e jour), les dimensions notées ne dépassent pas 0 mm. 015 de diamètre. Enfin, aux derniers jours de la nymphose (fig. 4, planche III et fig. 31), non seulement la taille des ébauches des vibrateurs longitudinaux (VL) est très réduite, mais encore leur structure est entièrement modifiée. Leurs contours sont prati-

quement impossibles à définir; leur forme est irrégulière; les noyaux sont picnotiques et se présentent sous l'aspect de taches noires, informes, disséminées dans la masse des ébauches. Nous assistons donc à une dégénérescence des ébauches musculaires, qui deviennent très difficiles à distinguer. Cette dégénérescence peut être appréciée dans certains cas dès le huitième jour.

Il est intéressant de remarquer que l'arrêt du développement des ébauches musculaires se produit au même stade nymphal que le ralentissement que j'ai signalé au cours du développement des muscles du vol des macroptères. En effet, à partir du cinquième jour, ces ébauches ne s'accroissent plus; synchroniquement commence la prolifération trachéenne. Celle-ci se poursuit indépendamment du développement musculaire; elle aboutit à la formation d'un chevelu trachéen, dont certains éléments sont dilatés en vésicules, et dans lequel sont plongés les vestiges des muscles vibrateurs longitudinaux. Je n'ai jamais observé, ainsi qu'il est si facile de le faire chez les individus macroptères, la pénétration de trachéoles dans l'intérieur des ébauches. Il est vraisemblable que ce défaut de pénétration est en rapport avec les phénomènes de dégénérescence, qui ne sont appréciables qu'à la fin de la nymphe.

L'examen de coupes horizontales antéro-postérieures, pratiquées dans le thorax d'imagos microptères homozygotes venant d'éclore (fig. 32), permet de se rendre compte de la disposition et de la structure des faisceaux musculaires dégénérés. Ceux-ci (*VL*) revêtent l'aspect de fins cordons irréguliers, moniliformes, appliqués le long des muscles extrinsèques des pattes (*MP*). En ce qui concerne leur structure, ces vestiges sont constitués par des fibres enchevêtrées, dans lesquelles sont plongés des noyaux en picnose. Autour de ces vestiges musculaires, on remarque les sections de nombreuses ramifications trachéennes (*T*).

Les restes des muscles vibrateurs longitudinaux deviennent de plus en plus indistincts au fur et à mesure que l'imago avance en âge. Cette disparition ne semble pas être la conséquence d'un phénomène de phagocytose. Je n'ai jamais constaté dans ces muscles en dégénérescence la présence d'éléments cellulaires pouvant être interprétés comme des agents phagocytants. C'est d'ailleurs l'opinion de MERCIER (1922), qui pense qu'il s'agit d'une « histolyse sans phagocytose ». Je n'ai également constaté ni prolifération du

tissu adipeux, ni développement exagéré des muscles extrinsèques des pattes venant occuper la place laissée libre par le non développement des muscles du vol.

La musculature du vol chez les imagos microptères homozygotes



Fig. 32. — *A. pedestris*. Partie postérieure d'une demi-coupe horizontale antéro-postérieure du thorax d'un imago microptère homozygote venant d'éclore. *MP.*, muscles extrinsèques des pattes; *VL.*, vestiges des muscles vibrateurs longitudinaux; *T.*, formations trachéennes. $\times 240$; réduction $1/3$.

d'*A. pedestris* est représentée par des faisceaux musculaires rudimentaires. Cette dégénérescence est consécutive à l'apparition d'ébauches musculaires durant la nymphose; elle est perceptible dès la fin de la période nymphale. L'apparition des ébauches musculaires est conforme au type que nous avons observé chez les macroptères; mais il n'y a individualisation que de trois paires d'ébauches qui subissent un arrêt de développement vers le cinquième jour de la nymphose.

3. — Type microptère hétérozygote.

L'évolution de la musculature du vol chez les microptères hétérozygotes est analogue à celle que nous venons de décrire chez les microptères homozygotes. Toutefois, elle est caractérisée par cer-

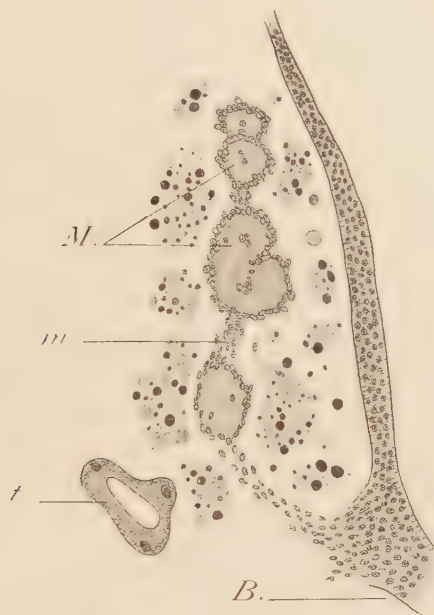


Fig. 33. — *A. pedestris*. Morcellement des masses syncytiales chez une nymphe microptère hétérozygote âgée de deux jours; coupe transversale du thorax. *M.*, masses syncytiales; *m.*, myoblastes; *t.*, trachée. $\times 492$; réduction 1/4.

taines particularités : il y a morcellement des masses syncytiales (*M*, fig. 33) par les myoblastes (*m*), et ce morcellement donne naissance à un nombre variable d'ébauches, ainsi que l'a constaté MERCIER (1922), qui, sans le soupçonner alors, a été à même d'étudier des microptères hétérozygotes. Si l'on observe généralement la présence de six paires d'ébauches musculaires, il n'est pas rare de n'en compter que cinq, et même quatre. Cette variation n'est pas symétrique et les ébauches du côté droit ne sont pas forcément de même nombre que celles du côté gauche. Après leur individualisa-

tion, les ébauches des vibrateurs longitudinaux évoluent d'une façon identique à celle des individus microptères homozygotes.

Somme toute, les processus du développement de la musculature du vol pour les trois types d'*A. pedestris* sont caractérisés par les particularités suivantes :

Chez les individus macroptères, le développement des muscles du vol comporte deux phases : l'une, qui s'effectue durant la nymphose (phase nymphale), est marquée par la différenciation des ébauches musculaires aux dépens des muscles larvaires persistants, puis par le ralentissement de leur développement. La seconde phase a lieu après l'éclosion (phase post-nymphale) ; elle correspond à l'achèvement de l'édification de la musculature.

Chez les microptères homozygotes, en raison du non morcellement des masses syncytiales provenant des muscles larvaires persistants, il n'y a différenciation que de trois paires d'ébauches musculaires. Celles-ci subissent un arrêt de développement qui est suivi d'une dégénérescence commençant dès la fin de la nymphose.

Chez les microptères hétérozygotes, les processus sont analogues à ceux qui caractérisent le type précédent ; mais il y a morcellement des masses syncytiales et formation d'un nombre variable d'ébauches musculaires.

L'étude comparée du développement des muscles vibrateurs longitudinaux chez les microptères homozygotes et les microptères hétérozygotes confirme les résultats qui ont été fournis par l'étude de la longueur du moignon alaire chez ces deux types. Les homozygotes et les hétérozygotes peuvent donc être différenciés, dans une certaine mesure, non seulement par des caractères morphologiques externes, mais encore par des caractères morphologiques internes. Le type microptère hétérozygote porte donc bien le caractère hétérozygote entre les macroptères et les microptères homozygotes.

Chez les trois types, le développement trachéen commence dès le cinquième jour de la nymphose ; la prolifération des trachées n'est influencée, ni par le ralentissement du développement musculaire constaté chez les individus macroptères, ni par l'arrêt caractérisant ce développement chez les individus microptères. Il en résulte la formation d'une sorte de tissu trachéen, qui, au moment de l'éclosion, entoure les formations musculaires. Ce tissu disparaît au

cours de la transformation des ébauches en muscles chez les macroptères; il persiste plus ou moins durant la vie imaginale chez les microptères.

4. — Comparaison avec les résultats antérieurs.

Des faits comparables à ceux que je viens de décrire chez *A. pedestris* ont déjà été signalés pour d'autres Insectes.

D. J. JACKSON (1928-1933) a décrit, chez deux Coléoptères appartenant au genre *Sitona* : *S. hispidula* et *S. lineata*, un développement post-nymphal des muscles du vol. Chez *S. hispidula*, il existe deux formes, l'une macroptère, l'autre brachyptère, cette dernière se comportant au point de vue génétique comme dominante. L'étude du développement des muscles du vol chez ces deux formes a montré à JACKSON les particularités suivantes. Les individus brachyptères de *S. hispidula* ont des muscles du vol en général très réduits et difficiles à distinguer; ils se présentent sous l'aspect de fins filaments ou de minces rubans, le plus souvent noyés dans du tissu adipeux. Au point de vue histologique, ces muscles sont caractérisés par l'absence de fibrilles. Les noyaux sont de taille variable et éparpillés le long de la fibre musculaire; ils ne présentent aucun signe de dégénérescence; le sarcoplasme montre une striation longitudinale qui serait due, d'après l'auteur, aux nombreuses trachéoles parcourant les muscles. Cette structure se modifie au fur et à mesure que l'imago vieillit.

Chez les individus macroptères âgés, les muscles du vol sont au contraire parfaitement développés et occupent la plus grande partie du thorax, alors qu'au moment de l'éclosion ils sont à peine plus développés que chez les formes brachyptères. Il y a donc chez les individus macroptères un développement post-nymphal de la musculature du vol. Mais celui-ci n'est pas général; il ne s'observe que pour un nombre restreint d'exemplaires (16,96 o/o). L'absence de développement post-nymphal chez certains individus serait dû, pour JACKSON, à l'influence des facteurs du milieu extérieur.

Chez *Sitona lineata*, espèce qui vole très bien, la musculature du vol est caractérisée par son développement post-nymphal, et cela pour tous les individus.

Ces faits sont donc comparables à ceux que j'ai observés chez

A. pedestris. Cependant la dégénérescence des faisceaux musculaires chez les formes brachyptères de *S. hispidula* semble beaucoup moins accusée que celle des exemplaires microptères d'*A. pedestris*.

La dégénérescence de la musculature du vol à la fin de la nymphose s'observe chez certaines espèces d'Hémiptères aquatiques. C'est ainsi que POISSON (1921 a-1922-1924) a mis en évidence chez les *Nepidae* et les *Naucoridae* l'arrêt du développement des ébauches musculaires, ainsi que l'absence de synchronisme entre l'évolution des muscles et des trachées. Ces dernières poursuivent leur développement, alors que les muscles entrent en dégénérescence et déterminent la formation d'organes particuliers : les organes trachéoparenchymateux des auteurs (FERRIÈRE, BROCHER, POISSON). Ces organes ne sont pas sans analogie avec les formations trachéennes qui caractérisent les individus microptères d'*A. pedestris*. Dans les deux cas, en effet, on constate le développement d'un abondant chevelu trachéen, dans les mailles duquel sont plongées les fibres musculaires dégénérées.

L'étude de la musculature du vol chez les Termites, les Fourmis et certains Diptères (*Lipoptena cervi* par exemple) est également susceptible de présenter des faits qui seraient à rapprocher des observations précédentes.

L'arrêt du développement des ébauches musculaires a été également signalé, soit à la suite d'observations faites sur des insectes capturés dans la nature, soit à la suite d'études expérimentales. POISSON (1922-1924) a montré que, chez certains Hémiptères aquatiques, cet arrêt était dû à une absence de prolifération myoblastique. Expérimentalement, MERCIER (1924 b et c), en soumettant des pupes de *Calliphora erythrocephala* à l'action de vapeur de naphthaline, a observé l'apparition d'individus, dont les muscles du vol étaient altérés et présentaient des caractères identiques à ceux des muscles d'une jeune nymphe. De même, HUFNAGEL (1934), en faisant agir des rayons X sur des pupes de ce Diptère, a constaté l'absence de développement de la musculature du vol ; « l'action des rayons X, ayant empêché la prolifération caryocynétique des cellules imaginaires, a empêché en même temps l'histogénèse des organes correspondants ».

Enfin, la variation du nombre des faisceaux musculaires, qui est une caractéristique des microptères hétérozygotes, a été déjà signa-

lée par MERCIER (1921 c-1922) chez *A. pedestris*, ainsi que chez *Chersodromia hirta* (1920).

En résumé :

L'examen des travaux relatifs à l'étude du complexe ailes-muscles du vol chez les Insectes montre qu'il est connu sous quatre modalités possibles : présence de muscles et d'ailes ; persistance des ailes et atrophie des muscles ; persistance des muscles et atrophie des ailes ; atrophie simultanée des muscles et des ailes.

L'histogénèse de la musculature du vol des Insectes se ramène à trois types. Dans le premier type, le développement des muscles est le fait d'une néoformation aux dépens d'éléments embryonnaires, sans remaniement (Hémiptères, par exemple). Le second type, qui a été décrit chez les Muscides, est caractérisé par un remaniement de muscles larvaires persistants, s'effectuant par des myoblastes d'origine mésodermique. Enfin, dans le troisième type, le remaniement des muscles larvaires est dû à l'action de myoblastes issus des muscles eux-mêmes (*Stratiomyidæ*, par exemple) ; il n'y a aucun apport d'origine extérieure.

L'étude de la musculature du vol chez les trois types d'*A. pedestris* : macroptère, microptère homozygote et microptère hétérozygote, m'a montré les caractéristiques suivantes. Les imagos macroptères ont une musculature du vol parfaitement développée ; celle-ci s'édifie en deux phases, l'une nymphale, l'autre post-nymphale. Le développement nymphal est caractérisé par l'apparition des ébauches musculaires, lequel s'effectue suivant un processus conforme à celui qui a été décrit pour les Muscides. A la suite de l'individualisation des ébauches, il y a un arrêt dans les processus histogénétiques ; ceux-ci ne reprennent leur évolution qu'au cours du développement post-nymphal, c'est-à-dire après l'éclosion.

Chez les microptères homozygotes, on observe la formation de trois paires d'ébauches musculaires, par suite du non morcellement des masses syncytiales correspondant aux trois muscles larvaires persistants. Celles-ci dégénéreront à la fin de la nymphose.

Chez les microptères hétérozygotes, on constate le morcellement des masses syncytiales ; mais celui-ci aboutit, dans certains cas, à l'individualisation d'un nombre variable d'ébauches musculaires. Celles-ci ont un sort identique à celui qui caractérise les ébauches des microptères homozygotes.

Enfin, pour les trois types, la prolifération trachéenne est indépendante de l'évolution musculaire.

Des faits analogues ont été déjà décrits chez diverses espèces d'Insectes ; mais chez *A. pedestris* ils offrent cette particularité d'être propres à une seule et même espèce.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Cette contribution à l'étude d'une espèce de Diptère, *Apterina pedestris* Meigen, comporte trois parties. La première est consacrée à une étude morphologique et biologique de l'espèce; la seconde est relative à l'étude génétique d'une variation alaire apparue au cours de mes élevages; enfin dans la troisième partie j'ai entrepris l'étude du complexe ailes-muscles du vol chez ce Diptère.

MONOGRAPHIE ET BIOLOGIE. — Un historique des travaux relatifs à *A. pedestris* fait apparaître le désaccord des différents auteurs à propos du nom générique qu'il convient d'attribuer à l'espèce; mais tous signalent la réduction de ses ailes à l'état de moignons.

En pointant sur une carte les stations où la présence d'*A. pedestris* a été signalée, on constate que son aire de distribution géographique est très étendue. Elle correspond à la région septentrionale de l'Eurasie holarctique; la littérature ne mentionne aucune station de l'espèce, située au sud de l'isotherme de $+ 20^{\circ}$.

Ayant eu à ma disposition de nombreux exemplaires d'Aptérines, j'ai pu faire une étude approfondie de leur morphologie et apporter ainsi quelques compléments à la description donnée par Duda en 1923. En particulier j'ai décrit pour la première fois l'armure génitale du mâle.

La confrontation des dates et des conditions de capture de l'espèce, l'examen de son aire de distribution géographique, m'ont servi de base pour définir son genre de vie dans la nature. *A. pedestris* est une espèce hygrophile, détritique, caractérisée par son eurythermie limitée. En effet, si l'espèce n'a pas été signalée au sud de l'isotherme de $+ 20^{\circ}$, elle a été capturée en des points, dont les températures moyennes présentent entre elles des écarts considérables (embouchure de l'Énisséi et environs de Paris, par exemple).

Cette étude biologique m'a conduit à mettre au point une technique d'élevage, grâce à laquelle j'ai obtenu de nombreux descendants d'*A. pedestris*. J'ai pu établir ainsi, pour la première fois,

le cycle vital complet de l'espèce. J'ai étudié successivement l'accouplement, puis la ponte, caractérisée par sa longue durée en rapport avec la longévité de l'imago, enfin l'œuf et la larve.

La vie larvaire d'*A. pedestris* comporte trois stades séparés par deux mues intercalaires. Les trois types larvaires correspondent à ceux qui ont été décrits pour les Diptères cyclorhaphes, compte tenu de certaines particularités propres à l'espèce et caractéristiques de chacun des stades larvaires (morphologie de l'armure bucco-pharyngienne, disposition de l'appareil respiratoire). La pupe d'*A. pedestris* ne présente rien de spécial. L'imago est remarquable par sa longévité, la durée de la vie étant, dans mes élevages, de 45 jours en moyenne.

MUTATION ALAIRE. — On sait que les variations alaires chez les Insectes relèvent, dans de nombreux cas, de causes héréditaires. Les Aptérines, capturées dans la nature et ayant servi de souche à mes élevages, présentaient des ailes réduites à l'état de moignons (type microptère). L'apparition dans leur descendance d'individus, ayant les ailes nettement plus longues que l'abdomen (type macroptère), correspond à une variation, dont la nature était à préciser. En effet, on peut se demander si cette variation constitue une somation ou une mutation. La technique mendélienne des croisements pouvait seule apporter la preuve de la transmission héréditaire du macroptérisme.

Le croisement de macroptères entre eux (macroptère $\times$ macroptère) a donné d'emblée une lignée macroptère. Celle-ci compte actuellement 6.024 individus. A partir de couples formés de microptères (microptère $\times$ microptère), j'ai isolé une lignée microptère qui est riche de 2.151 exemplaires. La descendance (F^1) des couples, formés de microptères et de macroptères (microptère $\times$ macroptère), compte 2.083 individus, tous microptères. Ces résultats apportent donc la preuve que le macroptérisme est héréditaire et qu'il est dominé par le microptérisme.

La génération F^2 , issue des individus qui composent F^1 (microptère hétérozygote $\times$ microptère hétérozygote), est caractérisée par une disjonction mendélienne. En effet, pour 2.365 individus j'ai obtenu 1.796 microptères et 569 macroptères, soit sensiblement la proportion mendélienne classique.

La mutation macroptère d'*A. pedestris* est une mutation mendélienne; elle est conditionnée par un facteur simple et récessif. Cette

conclusion a été vérifiée par des croisements de vérification (croisements de retour).

La rapidité avec laquelle les premiers individus macroptères ont fait leur apparition dans la population d'origine sauvage, ainsi que le comportement de la descendance de certains couples, m'ont permis de supposer que la mutation macroptère d'*A. pedestris* n'avait pas été déterminée par le changement brusque des conditions du milieu et que la forme hétérozygote existe dans la nature. Cette hypothèse s'est trouvée vérifiée par des croisements entre des Aptérines sauvages récoltées dans la nature et des Aptérines provenant de mes lignées sélectionnées. Si la forme macroptère d'*A. pedestris* n'a pas encore été signalée dans la nature, sa capture est donc possible, d'où la nécessité de modifier les clés conduisant à la détermination de l'espèce.

Il convient de signaler que j'ai constaté, au cours de certains croisements, l'apparition de formes anormales (brachyptères et divergentes), dont le déterminisme est vraisemblablement lié à l'influence des facteurs du milieu extérieur.

L'isolement de la mutation macroptère d'*A. pedestris* conduit à l'existence de trois types génétiquement distincts : macroptère, microptère homozygote et microptère hétérozygote, dont l'étude morphologique et comparée s'imposait. Cette étude m'a permis d'établir les points suivants : les macroptères et les microptères homozygotes ne se différencient par aucun caractère autre que ceux présentés par les ailes et les balanciers. Par contre, quelques caractères alaires permettent de différencier certains microptères homozygotes d'autres microptères hétérozygotes.

COMPLEXE AILES-MUSCLES DU VOL. — L'apparition de la mutation macroptère d'*A. pedestris* m'a conduit logiquement à l'étude du complexe ailes-muscles du vol chez cette espèce. Dans ce but, j'ai examiné les modalités sous lesquelles se présente ce complexe chez différents Insectes, ainsi que les divers processus de l'histogénèse de la musculature du vol. A la lumière des travaux antérieurs, j'ai étudié les muscles du vol dans les trois types d'*A. pedestris*, qui ont été définis précédemment.

Pour le type macroptère, l'édification de la musculature du vol s'effectue en deux phases. Pendant la phase nymphale, j'ai constaté l'apparition de six paires d'ébauches musculaires correspondant aux muscles vibrateurs longitudinaux. Ces ébauches subissent un

arrêt de développement, et ce n'est qu'après l'éclosion (phase post-nymphale) qu'elles se transforment en muscles définitifs.

Dans le type microptère homozygote, il n'apparaît que trois paires d'ébauches nymphales, qui dégénèrent à la fin de la période nymphale. Les muscles vibrateurs longitudinaux ne sont donc représentés chez l'imago que par des vestiges difficilement discernables.

Enfin la musculature du vol dans le type microptère hétérozygote évolue d'une façon analogue à celle des microptères homozygotes; mais le nombre des ébauches musculaires est variable.

Il est donc possible de différencier, dans une certaine mesure, les trois types d'*A. pedestris* par l'étude d'un caractère anatomique interne : le développement de la musculature du vol.

Des faits analogues ont été déjà signalés séparément et au hasard de leur découverte chez des Insectes appartenant à des espèces différentes; mais chez *A. pedestris* ils offrent cette particularité d'être propres à une seule et même espèce.

Les faits suivants se dégagent de l'ensemble des recherches et des expériences relatées dans ce travail :

- 1° Le microptérisme constitue le type normal d'*A. pedestris*;
- 2° Le macroptérisme est héréditaire chez *A. pedestris*; il correspond à une mutation mendélienne simple et récessive par rapport au microptérisme;
- 3° Les individus hétérozygotes présentent très souvent des caractères alaires intermédiaires entre ceux que l'on observe dans les deux formes homozygotes;
- 4° Les muscles du vol, atrophiés chez les microptères, sont développés chez les macroptères. Le développement ou l'atrophie des ailes et de la musculature du vol constituent donc des phénomènes parallèles chez *A. pedestris*.

En conclusion, l'existence de la forme macroptère d'*A. pedestris* ne vient pas infirmer la réalité de l'espèce; celle-ci est confirmée par la permanence des caractères morphologiques, ainsi que par le comportement génétique des deux types microptère et macroptère.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANGLAS (J.). — 1901. Observations sur les métamorphoses de la Guêpe et de l'Abeille. *Bull. Scient. de la France et de la Belgique*, XXXIV, p. 363-472.
- BAUS (A.). — 1937. Die Reduktion der Flügel und Flügelsinneskuppeln bei Lepidopteren. *Zeitsch. für Morph. Okol. Tiere*, III, p. 1-47.
- BECKER (Th.). — 1900. Beiträge zur Dipteren-Fauna Sibiriens. *Acta Soc. Scient. Fennica*, XXVI, No 9.
- BEZZI (M.). — 1914. *Speomyia absoloni*, n. gen., n. sp. (Dip.), eine degenerierte Höhlenfliege aus herzogwinisch-montenegrinischen Hochgebirge. *Zool. Anz.*, 44, p. 506.
- 1916. Riduzione e scomparsa delle ali negli Insetti Ditteri. *Riv. di Sc. Nat. « Natura »*, VII, p. 85-182.
- BOULY DE LESDAIN. — 1910. *Palloptera puchella* Meig., et *Borborus pedestris* Meig. *Feuille des Jeunes Nat.*, XLI, p. 34.
- BRAUNS (A.). — 1938. Die Flügelrückbildung bei der Strandfliege *Conioscinella brachyptera* Zett. (Diptera, Chloropidae), und die Beziehungen zur Ausbildung des Flügelsinneskuppeln. *Zool. Anz.*, 123, p. 281.
- BREED (R. S.). — 1903. The changes which occur in the muscles of a beetle : *Thymalus marginicollis* Chev., during metamorphosis. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, XL, No 7, p. 317-382.
- BREITENBECHER (J. K.). — 1925. An apterous mutation in *Bruchus*. *Biol. Bull.*, 48, p. 166-170.
- BROCHER (F.). — 1914-1916. La Nèpe cendrée. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 55, p. 483.
- COUSIN (G.). — 1938. La néoténie chez *Gryllus campestris* et ses hybrides. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, LXXII, 1, p. 79-118.
- CUÉNOT (L.) et MERCIER (L.). — 1922. La perte de la faculté du vol chez les Diptères parasites. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 175, p. 482.
- 1923. Les muscles du vol chez les mutants alaires de *Drosophila melanogaster* Meig. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 176, p. 1112.
- DIRKES (L.). — 1928. Das larvale Muskelsystem und die Entwicklung der imaginale Flugmuskulatur in *Psychoda alternata*. *Zeit. für Morph. Okol. Tiere*, 11, p. 182-228.
- DUDA (O.). — 1923. Revision der altweltlichen Arten der Gattung *Borborus* (*Cypselia*) Meigen. *Arch. für Naturgesel.*, 39, 4, p. 35-112.
- FERRIÈRE (C.). — 1914. L'organe trachéo-parenchymateux de quelques Hémiptères. *Rev. Suisse de Zool.*, XXII, No 5, p. 121-143.
- FEYTAUD (J.). — 1911-1912. Contribution à l'étude du Terme lucifuge. *Arch. Anat. Micros.*, XIII, p. 481.
- GUIBÉ (J.). — 1936. Etude de l'aile chez *Apterina pedestris* Meig. *Bull. Soc. Zool. de France*, LXI, No 4, p. 266-273.
- 1937. Etude d'une mutation alaire chez *Apterina pedestris* Meig. (Diptère). *C. R. Soc. Biol. Paris*, CXXV, p. 31.
- GUYÉNOT (E.). — 1930. La Variation et l'Evolution. *G. Doin et Cie. Paris*.

- HÄNSEL (S.). — 1913. Die Histogenese der Flugmuskulatur der Dipteren. Nach Beobachtung an *Pachygaster meromelas* Dufour (Diptera, Stratiomyidæ). *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Onto. Tiere*, 36, 4, p. 465.
- HENNIG (W.). — 1934. Über Bau und Verwandtschaft der Kerguelen-fliege *Calypterix moseleyi* Eaton. *Zool. Anz.*, 108, 7/8, p. 196.
- HERTWECK (H.). — 1931. Anatomie und Variabilität des Nervensystems und des Sinnesorgane von *Drosophila melanogaster* Meig. *Zeitsch. für wiss. Zool.*, 139, p. 559.
- HUFNAGEL (A.). — 1918. Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère : *Hyponomeuta padella* L. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, LVII, p. 47.
- 1934. Les rayons X et la métamorphose des Insectes. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, LXVIII, p. 488.
- JACKSON (D. J.). — 1928. The inheritance of long and short wings in the weevil *Sitona hispidula*, with a discussion of wings reduction among beetles. *Trans. Roy. Soc. Edimbourg*, 55, p. 665-735.
- 1933. Observations on the flight muscles of *Sitona* weevils. *The Annals of appl. Biol.*, XX, 4, p. 731-770.
- JANET (C.). — 1907. Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial, chez la reine de la fourmi : *Lasius niger*. *Ducourtieux et Gout, Limoges*.
- JUSBASCHJANZ (S.). — 1910. Zur Kenntniss der Nachembryonale Entwicklung der Stratiomyiden. *Jena Zeitsch. Naturwiss.*, 46, N. F. 39, p. 681.
- KEILIN (D.). — 1915. Recherches sur les larves de Diptères cyclorhaphes. *Bull. Scient. de la France et de la Belgique*, XLIX, 7, p. 15-198.
- L'HERITIER (P.) et TEISSIER (G.). — 1937. Une anomalie physiologique héréditaire chez la Drosophile. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 205, 22, p. 1099.
- LEPELETIER DE SAINT-FARGEAU (A.). — 1836. Histoire naturelle des Insectes. *Paris, Edit. Roret*.
- LICHTENSTEIN. — 1918 (voir PICARD et LICHTENSTEIN).
- LUTZ (E. F.). — 1913. Experiments concerning the sexual difference in the wing length of *Drosophila ampelophila*. *Journ. of. exp. Zool.*, XIV, p. 267-273.
- MACQUART (J.). — 1834-1835. Histoire naturelle des Insectes Diptères (suite à BUFFON). II, *Paris*.
- MASSONNAT (E.). — 1909. Contribution à l'étude des Pupipares. *Ann. Université de Lyon*, 28, p. 1-357.
- MEIGEN (J. W.). — 1818-1838. Systematische Beschreibung der bekannten Europäischen Zweiflügeligen Dipteren.
- MEIJERE (J. C. H de). — 1920. Derde Supplement of de Nieuwe Naamlijst van Nederlandsche Diptera. *Tijdschr. v. Ent.*, LXII, p. 186.
- MERCIER (L.). — 1906. Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens anoures et des Insectes. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, V, Sér. 4, p. 1-153.
- 1920. Variation dans le nombre des fibres des muscles vibrateurs longitudinaux chez *Chersodromia hirta* Walk. Perte de la faculté du vol. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 171, p. 933.
- 1921 (a). Essai sur la constitution de la faune des Diptères de la côte du Calvados. *C. R. Ass. Franç. Av. Sc.*, p. 643-647.
- 1921 (b). Diptères de la côte du Calvados. 2^e liste. *Ann. Soc. Entom. Belgique*, LXI, p. 164.
- 1921 (c). *Apterina pedestris* Meig. Les muscles du vol chez certains Diptères à ailes rudimentaires ou nulles. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 172, p. 716.

- 1922. Contribution à l'étude de la réduction d'un organe : les muscles vibrateurs du vol chez *Apterina pedestris* Meig. pendant la nymphose. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 174, p. 637.
- 1924 (a). L'atrophie des muscles du vol après la chute des ailes chez *Lipoptena cervi* L. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 178, p. 591.
- 1924 (b). *Geomyza sabulosa* Hal. Microdiptère à ailes réduites : perte de la faculté du vol chez cette espèce suivant le processus drosophilien. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 179, p. 221.
- 1924 (c). Malformation produite chez une mouche (*Calliphora erythrocephala* Meig.) par l'action des vapeurs de naphthaline ; réapparition des anomalies dans une seconde génération élevée dans des conditions normales. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 178, p. 1326.
- 1924 (d). Action des vapeurs de naphthaline sur *Calliphora erythrocephala* Meig. Etudes microscopiques des lésions présentées par les individus malformés. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 179, p. 1209.
- 1926. Orthogénèse des muscles vibrateurs longitudinaux chez les Diptères. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 182, p. 158.
- 1928. Contribution à l'étude de la perte de la faculté du vol chez *Carnus hemipterus* Nitzsch. diptère à ailes caduques. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 186, p. 529.
- MERCIER (L.) et CUÉNOT (L.). — 1922 (voir CUÉNOT et MERCIER).
- MERCIER (L.) et CUÉNOT (L.). — 1923 (voir CUÉNOT et MERCIER).
- MERCIER (L.) et POISSON (R.). — 1923. Contribution à l'étude de l'atrophie des ailes et des muscles du vol chez les *Forficulidæ*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 177, p. 1142.
- METZ (C. W.). — 1914. An apterous *Drosophila* and its genetic behaviour. *Amer. Nat.*, 48, p. 675-711.
- MORGAN (T. H.), BRIDGES (C. B.) and STURTEVANT (A. H.). — 1925. The Genetics of *Drosophila*. *Biblio. genet.*, II, p. 1-262.
- PAINTER (S.). — 1917. A wing mutation in *Piophilæ casei*. *Amer. Nat.*, 51, p. 305-308.
- PÉREZ (CH.). — 1903. Contribution à l'étude des métamorphoses (*Formica rufa*). *Bull. Scient. de la France et de la Belgique*, XXXVII, p. 195-426.
- 1910. Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Meigen) *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, IV, 1, p. 1-274.
- 1912. Observations l'histolyse et l'histogénèse dans la métamorphose des Vespides (*Polistes gallica* L.). *Mém. Acad. Roy. Belgique*, III, 2.
- PFLUGSTAEDT (H.). — 1912. Die Halteren der Dipteren. *Zeitsch. für wiss. Zool.*, 100, p. 1-60.
- PICARD (F.) et LICHTENSTEIN. — 1918. Etudes morphologiques et biologiques du *Sycosoter Lavagnei* Pic. et Licht., Hécabolide parasite de l'*Hypoborus ficus* Er. *Inst. Zool. Université Montpellier*.
- PICARD (F.). — 1923. Recherches biologiques et anatomiques sur *Melittobia acasta* Walk., Hyménoptère chalcidien. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, LVII, 4, p. 469.
- 1931. Recherches biologiques sur un Cynipide : *Biorhiza pallida*. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, LXV, 1, p. 58-102.
- POISSON (R.). — 1921 (a). Recherches sur le déterminisme de la perte de la faculté du vol chez les Hémiptères aquatiques. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 172, p. 1322.
- 1921 (b). *Gerris* (Hémiptère hétéroptère) du Calvados. Polymorphisme

- chez *G. lucustris* L. et la perte de la faculté du vol chez cette espèce. *Ass. française Avian. Sc. Rouen*, 45^e session, p. 674-678.
- 1922. Histogénèse de la musculature du vol chez la Ranâtre, la Nèpe et les Naucorises. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 174, p. 770.
- 1924. Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, LVIII, 1 et 2, p. 49-305.
- 1925. Sur la persistance des muscles vibrateurs du vol chez un Hémiptère hétéroptère brachyptère : *Chorosoma schillingii* Schum. *C. R. Soc. Biol. Paris*, XCII, p. 4-7.
- POISSON (R.) et MERCIER (L.). — 1923 (voir MERCIER et POISSON).
- POYARKOFF (E.). — 1910. Recherches sur la métamorphose d'un Coléoptère (La Galéruque de l'Orme). *Arch. Anat. Micros.*, XII, p. 333.
- RICHARDS (O. W.). — 1930. The British species of *Sphæroceridæ* (Borboridæ, Diptera). *Procee. Zool. Soc. London*, part. 22, p. 261-345.
- SÉGUY (E.). — 1934. Diptères (Brachycères), in *Faune de France*, 28.
- SCHINER (J. R.). — 1862-1864. *Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera)*. Wien, Gerold., 2 vol.
- SCHMIDT (E.). — 1928. Die Histolyse und Histogenese der Muskulatur von *Psychoda alternata* Say. *Zeitsch. für Morph. Okol. Tiere*, 13, 1/2, p. 117-143.
- SCHUCKMANN (W. von). — 1909. Ueber die Einwirkung niederer Temperaturen auf den Fortgang der inneren Metamorphose bei der Puppe von *Vanessa urticae*. *Arch. für Entw. Mech.*, 27, 4, p. 513.
- TURNER (G. L.). — 1931. A wing mutation in a Borborid fly (*Leptocera fontinalis*). *Journ. Heredity Washington*, D. C. 22, p. 35.
- WALKER (F.). — 1853. *Insecta Britannica-Diptera*.
- WEINLAND (E.). — 1891. Ueber die Schwinger (Halteren) der Dipteren. *Zeitsch. für wiss. Zool.*, 51, p. 55-166.
- WHEDON (A. D.). — 1929. Muscular reorganization in the Odonata during Metamorphosis. *Biol. Bull.*, LVI, 3, p. 177-193.
- WHITING (P. W.). — 1926. Two wings mutations in *Habrobracon* and their method of inheritance. *Amer. Nat.*, 60, p. 443-454.
- ZACWILICHOWSKI (J.). — 1934 (a). Ueber die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel der Lausfliege : *Oxypterus* Leach. (*Dipt. Pupipara*). *Bull. inter. Acad. Polonaise*; S. B. II, p. 251.
- 1934 (b). Ueber die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel der Schnake *Tipula paludosa* Meig. *Bull. inter. Acad. Polonaise*, S. B. II, p. 375.
- 1934 (c). Die Sinnesnervenelementen des Schwingers und dessen Homologie mit dem Flügel der *Tipula paludosa* Meig. *Bull. inter. Acad. Polonaise*, S. B. II, p. 397.
- ZETTERSTEDT (J. W.). — 1847. *Diptera Scandinaviæ*, vol. VI, p. 2506.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION	I

PREMIÈRE PARTIE

CARACTÉRISTIQUES ET BIOLOGIE D'APTERINA PEDESTIS MEIGEN

CHAPITRE I. — Caractéristiques	3
1) Historique et répartition géographique	3
2) Monographie	7
CHAPITRE II. — Biologie.	17
1) Habitat et mode de vie dans la nature	17
2) Technique d'élevage :	
a) <i>Imago</i>	18
b) <i>Larve</i>	21
c) <i>Pupe</i>	21
3) Accouplement.	22
4) Ponte	23
5) Œuf et éclosion de la larve	23
6) Morphologie et anatomie de la larve	25
a) <i>Stade I</i>	26
b) <i>Stade II</i>	32
c) <i>Stade III</i>	33
7) Pupe	37
8) Imago	38

DEUXIÈME PARTIE

ESSAI GÉNÉTIQUE

CHAPITRE I. — Mutation alaire	40
1) Hérité des variations alaires chez les Insectes	40
2) Mutation alaire chez <i>A. pedestris</i> :	
a) <i>Lignée macroptère</i>	44
b) <i>Lignée microptère</i>	44
c) <i>La mutation macroptère est mendélienne</i>	45
d) <i>Croisements de vérification</i>	48

	Pages
3) La forme macroptère d' <i>A. pedestris</i> a-t-elle été trouvée dans la nature?	49
4) Etude de quelques anomalies observées au cours des croisements	54
CHAPITRE II. — Etude comparée des trois types : macroptère, microptère homozygote et microptère hétérozygote d'<i>A. pedestris</i>	57
1) Etude comparée des types macroptère et microptère homozygote :	
a) <i>Longueur du corps</i>	57
b) <i>Dimensions et forme du thorax</i>	58
c) <i>Chétotaxie</i>	59
d) <i>Ailes</i>	60
e) <i>Organes sensoriels des ailes</i>	65
f) <i>Balanciers</i>	68
2) Comparaison des types microptère homozygote et microptère hétérozygote	69

TROISIÈME PARTIE

LE COMPLEXE AILES-MUSCLES DU VOL CHEZ *A. PEDESTRIS*

CHAPITRE I. — La musculature du vol chez les Insectes	77
1) Ailes et muscles du vol	77
2) Processus divers de l'histogénèse de la musculature du vol	80
CHAPITRE II. — La musculature du vol dans les trois types d'<i>A. pedestris</i>	85
1) Type macroptère	86
2) Type microptère homozygote	93
3) Type microptère hétérozygote	97
4) Comparaison avec les résultats antérieurs	99
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES	103
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	107

PLANCHE I

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

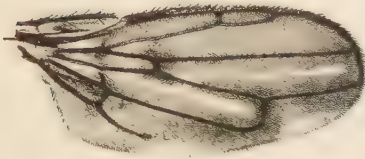
Apterina pedestris :

Fig. 1, 2, 3, 4. — Ailes du type macroptère. $\times 30$.

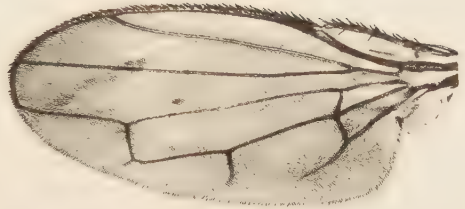
Fig. 5. — Aile du type microptère homozygote. $\times 110$.

Fig. 6. — Aile du type microptère hétérozygote. $\times 80$.

Les figures de cette planche ont été reproduites après une réduction de $1/3$



1.



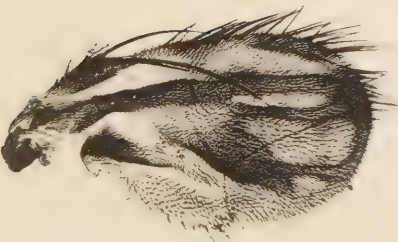
2.



3.

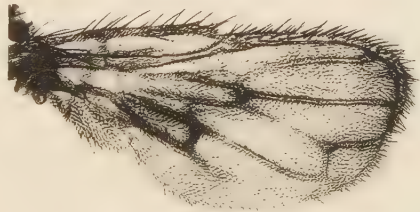


4.



Phot. Guibé

5.



Phototypie G. Bouan.

6.

***Apterina pedestris* Meigen**

EXPLICATION DE LA PLANCHE II

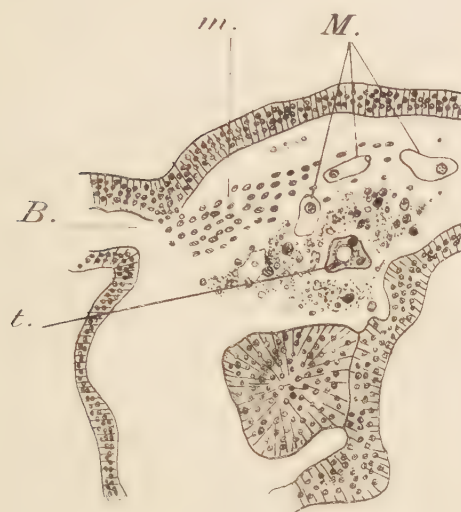
A. pedestris. Coupes de thorax de nymphes macroptères âgées de : un jour (fig. 1) ; deux jours (fig. 2) ; trois jours (fig. 3) ; cinq jours (fig. 4) ; dix jours (fig. 5). $\times 152$.

M., masses syncytiales.

m., myoblastes.

B., base du bourgeon alaire.

t., trachée.



1.



2.



3.



4.



5.

Guibé del.

Phototypie G. Boüan,

Apterina pedestris Meigen

PLANCHE III

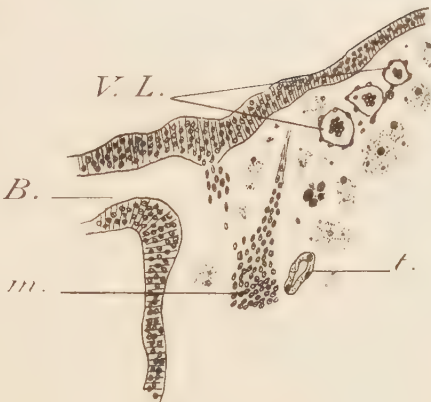
EXPLICATION DE LA PLANCHE III

A. pedestris. Coupes de thorax de nymphes microptères homozygotes âgées de :
un jour (fig. 1) ; trois jours (fig. 2) ; sept jours (fig. 3) ; dix jours (fig. 4).
× 152.

Pour l'explication des lettres, voir la planche II.



1.

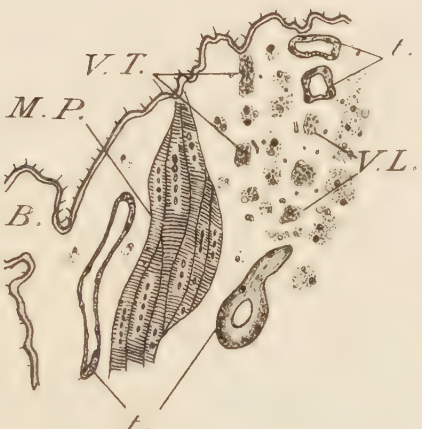


2.



Guibé del.

3.



Phototypie G. Boüan.

4.

Apterina pedestris Meigen

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS-DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Etude de la faune entomologique cavernicole :
résultats paléogéographiques.

VU ET APPROUVÉ :

Caen, le 24 Mai 1939,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

A. BLANC.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Caen,

P. DAURE.

